ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 6 1984 N° 2

Avril-Juin 1984

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.
Rédaction : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).
Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.
Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé, en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1984 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1200 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 740 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 340 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 240 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 6, 1984, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — CONTENTS

L. Leclaire et M. Denis-Clocchiatti. — Séries sédimentaires pélagiques et Paléobiologie 107

Series of pelagic sediments and Paleobiology.

P. Brébion, C. T. Hoang et A. Weisbrock. — Intérêt des coupes d'Agadir-Port pour l'étude du Pléistocène supérieur marin du Maroc 129

Interest of the Agadir Port sections for the study of the marine upper Pleistocene from Morocco.

G. Demathieu, L. Ginsburg, C. Guérin et G. Truc. — Étude paléontologique, ichnologique et paléoécologique du gisement oligocène de Saignon (bassin d'Apt, Vaucluse) 153

Paleontological, ichnological and paleoecological study of the oligocene stratum of Saignon (near Apt, Vaucluse).

V. Eisenmann. — Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléoécologiques 185

On some adaptative characters of Equus *limb-bones and their paleoecological implications.*

H. Lelièvre. — *Atlantodosteus hollardi* n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien 197

Atlantidosteus hollardi *n. g., n. sp., a new brachythoracid (Vertebrates, Placodermi) from the lower Devonian of the presaharian Morocco.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 6, 1984,
section C, nº 2 : 107-127.

Séries sédimentaires pélagiques et Paléobiologie

par Lucien Leclaire et Micheline Denis-Clocchiatti

Résumé. — Entre l'eau de mer et le plancher basaltique, les sédiments pélagiques sont les « archives de l'océan ». Les facteurs et mécanismes animant les environnements où se font accumulation et fossilisation sont de mieux en mieux connus. Réciproquement, l'étude de ces sédiments autorise une reconstitution des paléoenvironnements de plus en plus précise. Le microplancton calcaire et siliceux construit une grande partie de ces sédiments depuis le Jurassique. Ces microfossiles sont aussi des outils indispensables à la stratigraphie des corps sédimentaires. Les datations indirectes qu'ils permettent se font, pour l'essentiel, à partir de l'observation des disparitions et des apparitions d'espèces nouvelles qui sont autant d'événements phylogénétiques. Rapprocher ces événements de ceux qui ont marqué les fluctuations du milieu océanique peut, peut-être, permettre d'aborder l'évolution de ces êtres vivants de manière synthétique et globale.

Abstract. — Between seawater and basaltic basement, pelagic sediments are the " archives of the Ocean ". Factors and mechanisms animating environments where settling and fossilisation take place are known better and better. Reciprocally, working on these sediments allows more and more acute paleoenvironmental reconstitutions. These deposits have been built by calcareous and siliceous microplankton since Jurassic times. These microfossils are also essential tools to obtain stratigraphical data. Non direct datings that they provide are mainly based on extinctions and first appearances of new species that are as many phylogenetic events. Drawing together these events to those which marked oceanic paleoenvironmental fluctuations perhaps may give a synthetic and global approach of evolution of these planktonic communities.

L. Leclaire et M. Denis-Clocchiatti, *Laboratoire de Géologie du Muséum (et LA 319 « Stratigraphie comparée des océans et des continents »), 43, rue Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

Depuis 1968, date du démarrage du programme JOIDES, quelque 600 forages ont été effectués en domaine océanique au niveau des sites les plus divers : flancs de dorsale, bassins océaniques, marges, rides et plateaux aséismiques. Parallèlement se poursuivaient des campagnes de carottages classiques mettant en œuvre le carottier à piston. Ces prélèvements de la couverture sédimentaire du plancher océanique ont révélé le rôle essentiel du microplancton à squelette dans l'édification des séries lithologiques, notamment pendant le Crétacé et le Cénozoïque.

L'analyse des facteurs et des mécanismes contrôlant actuellement la sédimentation pélagique, l'utilisation de traceurs géochimiques comme les isotopes stables, le progrès des techniques de datation isotopiques et paléomagnétiques, la possibilité de reconstituer le cadre paléogéographique en paléolongitude et en paléolatitude, de même que l'évolution de la profondeur des bassins océaniques au cours du temps, débouchent sur une approche

de plus en plus fine des modifications des milieux de dépôt et du paléoenvironnement en général.

Par ailleurs, les restes fossilisés du microplaneton à squelettes calcaire et siliceux, contribuant à l'édification de roches nouvelles, ont aussi fourni la trame stratigraphique et chronologique dont la précision autorise maintenant de véritables datations indispensables au contrôle de l'exécution des forages. Or cette biostratigraphie est incontestablement basée sur des phénomènes phylogénétiques : extinctions, apparitions, etc.

Replacer ces événements biologiques dans le contexte actuellement connu des modifications de l'environnement constitue peut-être une approche prometteuse des facteurs de l'évolution des êtres vivants. C'est une telle question qui est très sommairement abordée ici, de manière non exhaustive, en mettant l'accent sur les microfossiles et la sédimentation calcaires.

MICROPLANCTON ET SÉRIES SÉDIMENTAIRES PÉLAGIQUES

I — Facteurs et mécanismes de l'accumulation sur le fond des particules sédimentaires pélagiques

1. Les sédiments pélagiques

Hormis les « argiles rouges des grands fonds », les faciès qui se forment dans les bassins océaniques sont pour l'essentiel constitués de squelettes de Foraminifères, Coccolithophoridés, Radiolaires et Diatomées. Leur composition dépend de la profondeur de dépôt des particules d'origine planetonique et est soumise à une certaine répartition qui traduit en fait l'influence de zones à productivité plus ou moins intense (cf. tabl. 1 et fig. 1). Il n'est pas impossible qu'en ce qui concerne l' « argile rouge des grands fonds », qui peut n'être pas totalement azoïque et contenir des Diatomées et des Radiolaires (zone équatoriale), le rôle du microplancton puisse être aussi à considérer sous l'aspect du transfert de matière organique résiduelle, voire de métaux.

Actuellement, les sédiments carbonatés à restes de Coccolithophoridés (= coccolithes) tapissent approximativement 50 % de la surface des fonds océaniques, les sédiments siliceux à Diatomées et Radiolaires environ 15 % et l' « argile rouge » environ 35 %. Les quantités de carbonate et de silice, notamment, transférées sur le fond vont dépendre des mécanismes de la sédimentation alors que les quantités effectivement fossilisées dépendront des facteurs de la fossilisation. Au travers de ces données très générales, on perçoit l'importance de l'intervention du microplancton des océans dans le cycle de substances comme les carbonates et la silice.

2. Les mécanismes de la sédimentation

L'extraction des carbonates ($CaCO_3$ avec présence de strontium et de magnésium), réalisée principalement par les algues que sont les Coccolithophoridés, se trouve donc pour une grande part localisée au niveau de la couche euphotique ; cela est aussi vrai dans une certaine mesure pour l'extraction de la silice.

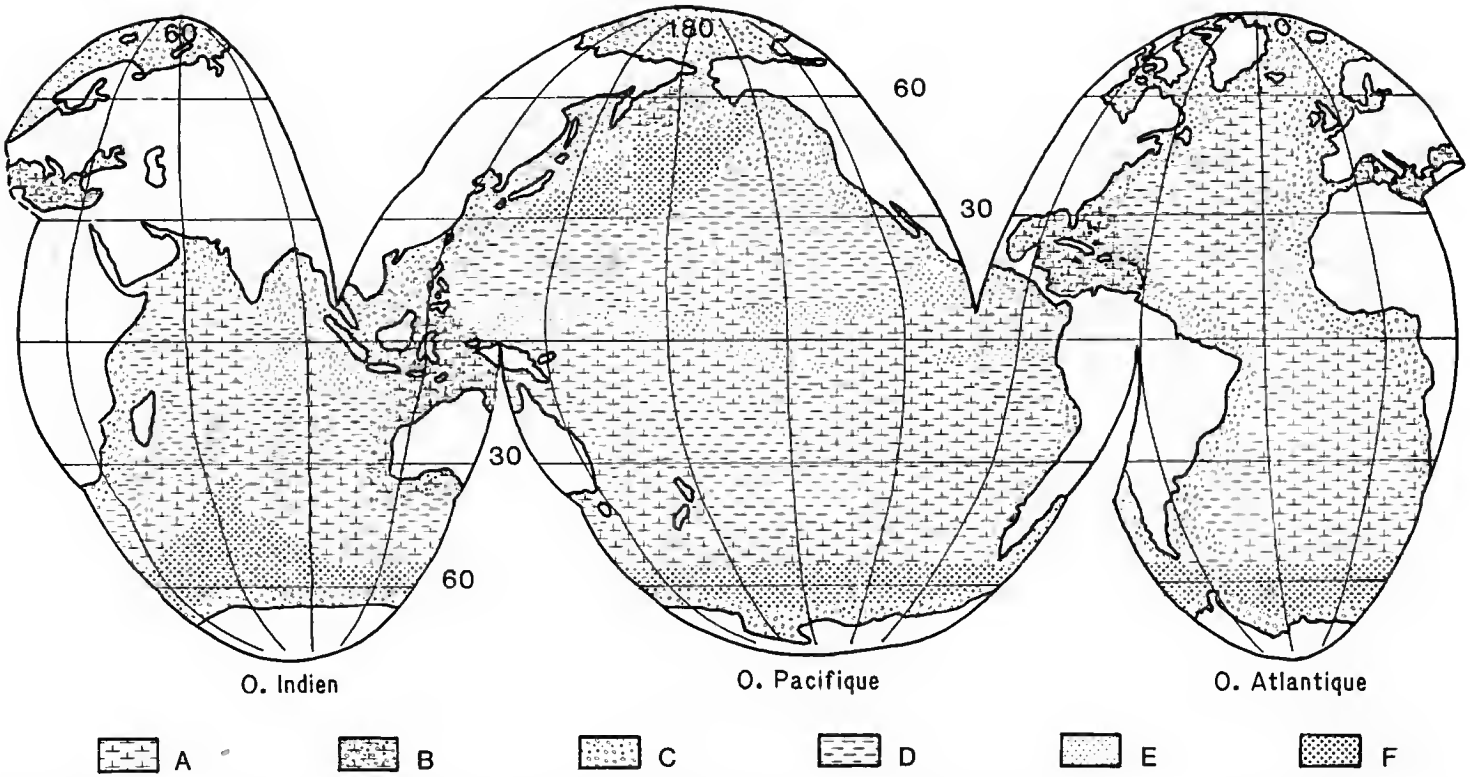
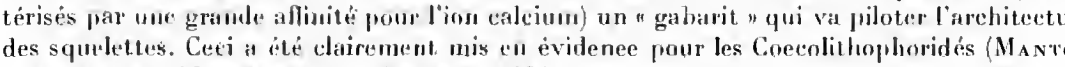


Fig. 1. — Répartition des principaux faciès sédimentaires dans l'océan mondial : A : sédiments calcaires et carbonatés ; B : hémipélagites ; C : détritique et volcano-détritique ; D : « argile rouge » ; E : sédiments silicieux biogènes équatoriaux ; F : sédiments silicieux biogènes arctiques et antarctiques.

On possède aujourd'hui quelques indications sur les processus généraux de la minéralisation des ions carbonate et calcium qui, pour l'essentiel, répondrait à un système d'équilibres réversibles que l'on peut résumer de la façon suivante :



$$Ca^{++} + 2\ (H\ CO_3^-) \rightleftarrows Ca\ (H\ CO_3^-) + CaCO_3 + H_2CO_3$$

Le transport de l'ion calcium à l'intérieur de la cellule de Coccolithophoridé, par exemple, serait assuré par une adénosine triphosphatase (ATP), alors que l'acide carbonique H_2CO_3, éminemment instable et en principe totalement dissocié dès sa formation, serait stabilisé dans sa forme sous l'action d'une anhydrase carbonique qui en constituerait le substrat (Bolin *et al.*, 1979).

Les principaux producteurs de calcaire que sont les Coccolithophoridés et les Foraminifères planctoniques ne précipitent pas leur carbonate selon les règles de base de la thermodynamique et ont notamment un comportement particulier vis-à-vis de l'insertion du strontium et du magnésium dans leurs squelettes qui, de ce fait, ne se trouvent pas en équilibre avec l'eau de mer (Renard, 1979). Le fractionnement biologique de cette biominéralisation s'accompagne, en outre, d'un contrôle de la croissance cristalline par la membrane cellulaire qui s'organise pour constituer à l'aide de polysaccharides et de protéines (caractérisés par une grande affinité pour l'ion calcium) un « gabarit » qui va piloter l'architecture des squelettes. Ceci a été clairement mis en évidence pour les Coccolithophoridés (Manton et Leedale, 1969 ; Manton et Peterfi, 1969).

La production de calcaire va dépendre ensuite de la cadence de multiplication des espèces qui, comme chacun le sait, peut emprunter deux processus : sexué ou asexué. Le cycle est de l'ordre d'une semaine pour les Coccolithophoridés et d'un peu moins d'un mois pour les Foraminifères. La productivité d'ensemble des populations se trouvera, elle, placée sous le contrôle de l'apport des oligo-éléments.

On connaît moins les conditions d'extraction de la silice par les Diatomées et les Radiolaires, mais on sait que les teneurs en silice dissoute et en nitrates de l'eau de mer peuvent constituer des facteurs limitatifs.

Citons, à titre d'exemple, Honjo (1976) qui a mesuré des cadences de production de coccosphères de 1 à 4 $\times$ 10^9 cellules/m² conduisant à une extraction de 8 à 16 g/m²/an de $CaCO_3$. Le problème du transfert sur le fond de ces particules ainsi issues d'une biominéralisation très active s'est longtemps posé. Pour ce qui concerne les Coccolithophoridés, la stricte application de la loi de Stoke — dans l'hypothèse d'une sédimentation normale des particules — conduirait au paradoxe suivant : compte tenu de la capacité de remise en solution de l'eau de mer profonde, seuls les Foraminifères tapisseraient les grands fonds, les coccolithes ayant été dissous en raison de la lenteur de leur sédimentation ; ce qui est exactement contraire à la réalité. Honjo (1975 et 1976) et Honjo et Erez (1978) ont définitivement levé ce paradoxe en montrant de manière incontestable que les tests de Coccolithophoridés aussi bien que les squelettes de Foraminifères, de Diatomées et de Radiolaires, sont, pour une bonne part, transférés sur le fond sous la forme de pelotes fécales dans la constitution desquelles les Copépodes jouent un grand rôle. Ce mécanisme de transfert était au demeurant prévisible puisque l'on peut affirmer sans peine que les algues de la couche euphotique sont le premier maillon de la chaîne alimentaire.

Posés sur le fond, le devenir de ces squelettes calcaires et siliceux va maintenant dépendre du rapport entre différents phénomènes conduisant à la fossilisation.

3. Les facteurs de la fossilisation

Depuis bien longtemps, l'étude de la distribution des teneurs des sédiments en $CaCO_3$ par rapport à la profondeur, de même que l'examen de l'état des squelettes de Foraminifères planctoniques par exemple, avaient laissé supposer une remise en solution du calcaire dont l'intensité augmente avec la profondeur jusqu'à sa disparition, c'est-à-dire jusqu'à la profondeur où on ne trouve plus que des boues rouges. Ce phénomène a fait l'objet de très nombreux travaux (Peterson, 1966 ; Li, Takahashi et Broecker, 1969 ; Berger, 1967 ; par exemple) dont les plus récents (Takahashi, 1975 ; Broecker et Takahashi, 1978 ; Denis-Clocchiatti, 1980 ; Berger *et al.*, 1982) indiquent que la remise en solution du calcaire déposé sous la forme de ces squelettes du plancton commence en dessous d'une profondeur caractéristique (profondeur de début de dissolution) qui semble correspondre approximativement à la profondeur à laquelle l'eau de mer devient sous-saturée en carbonate de calcium dissous. Ce phénomène, en modifiant le rapport entre Foraminifères planctoniques et Coccolithophoridés, a des conséquences non négligeables sur les propriétés physiques des sédiments telles que porosité, densité, etc. L'étude des sédiments (Denis-Clocchiatti,

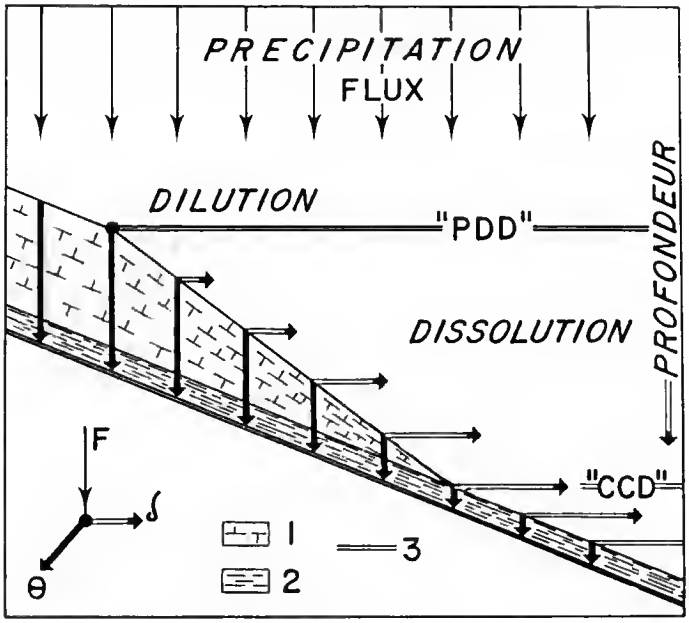


Fig. 2. — Schéma théorique illustrant les conséquences de la redissolution du calcaire sur l'accumulation des sédiments en domaine océanique.

F : flux total de sédiment arrivant à l'interface eau-sédiment ; θ : taux d'accumulation (= de fossilisation) du sédiment total ; δ : taux de redissolution du calcaire ; PDD : profondeur de début de dissolution ; CCD : profondeur de dissolution totale du calcaire pour laquelle θ = δ.

1 : calcaire des nannofossiles et des Foraminifères ; 2 : phase non carbonatée du sédiment (constituant pour l'essentiel les boues rouges) ; 3 : surface de base isochrone schématisant une pente topographique. (Repris de Denis-Clocchiatti, 1980.)

1980) comme l'étude de l'eau de mer (Takahashi, 1975) conduisent à penser que l'intensité de la sous-saturation, et partant l'intensité de la remise en solution, augmente — en première analyse — linéairement avec la profondeur. Le passage boues carbonatées — boues rouges, encore appelé CCD (Calcite Compensation Depth) se fera donc à une profondeur dépendant de la quantité de calcaire produit dans la couche euphotique par le plancton qui, de toute façon, arrive en totalité sur le fond, de la vitesse de remise en solution et du taux d'accumulation des particules non solubles. Tout va dépendre du temps de contact entre les squelettes calcaires et l'eau de mer. L'ensemble de ces considérations a fait l'objet d'une modélisation (Denis-Clocchiatti, 1980) qui, pour l'instant, rend bien compte des mesures effectuées (fig. 2).

En conclusion, on peut affirmer que le taux de fossilisation du calcaire est nul par grande profondeur au niveau des boues rouges et maximum par faible profondeur — inférieure à 2 000-3 000 m selon les océans et leur zonation ; dans ce dernier cas, le taux de fossilisation correspond au taux de productivité.

Les données de cette nature sont plus rares et plus incertaines en ce qui concerne l'accumulation des squelettes de Diatomées et de Radiolaires, étant entendu que l'eau de mer est fortement sous-saturée en silice dissoute. Il ne semble pas y avoir de profondeur remarquable comme pour les carbonates, mais en tout état de cause on peut dire que, comme pour les squelettes calcaires, la conservation des squelettes siliceux dépendra aussi du taux d'accumulation général. Des exemples chiffrés de taux d'accumulation moyens sont donnés dans le tableau I.

Tableau I. — Taux d'accumulation moyen des différentes phases minérales majeures caractérisant la sédimentation dans les zones étudiées (repris de Leclaire *et al.*, 1981).

θ en g/cm²/1000 ans DOMAINES	TOTAL	Calcaire	Foraminifères	Nanno-fossiles	« Insoluble »	Silice biogène	Radiolaires	Diatomées	Complexes silico-ferriques	Détritique
Subtropical (Bassin de Madagascar, secteur du plateau malgache)	1,5	1,4	0,15	1,25	0,1	≃ 0,01	0,004	0,006	0,06	0,02
Sud-équatorial (Bassin indien central)	2	1,87	0,5	1,37	0,13	0,04	0,02	0,02	0,06	0,03
Sub-tropical — subantarctique (Bassin de Crozet nord)	2	1,83	≃ 0,03	1,8	0,19	0,05	0,01	0,04	0,09	0,05
Antarctique [1] (contreforts N-E du plateau de Crozet)	7	0,7	0,015	0,685	6,3	4,2	0,7	3,5	0,1 (?)	2

1. Ces valeurs ne sont données qu'à titre indicatif, le secteur considéré n'étant pas encore suffisamment étudié.

II — Modifications pendant le Cénozoïque

Deux types de modifications doivent être distingués : celles qui concernent l'ensemble des conditions d'accumulation sur le fond et de fossilisation, dépendant de la variation des mécanismes et des facteurs évoqués ci-dessus et contrôlant la genèse des sédiments (modifications syngénétiques) ; celles qui procèdent d'une réorganisation physique et chimique prenant place après le dépôt au sein de la colonne sédimentaire (modifications diagénétiques).

1. Les modifications syngénétiques

Berger (1972) a montré le premier l'amplitude considérable des fluctuations de la CCD (passage boues rouges-boues calcaires) au cours du Cénozoïque (plusieurs milliers de mètres). Depuis, un grand nombre d'auteurs ont affiné régionalement ces fluctuations. Parmi les travaux les plus récents, citons Van Andel, Heath et Moore (1975) pour le Pacifique et Denis-Clocchiatti (1980) pour l'océan Indien. Ce dernier travail notamment a clairement mis en évidence que les fluctuations dans les conditions d'accumulation sur le fond des sédiments calcaires ont été caractérisées pendant le Cénozoïque par diverses périodicités avec amplitudes différentes associées. Pour le Plio-Quaternaire, une fréquence « climatique » a été mise en évidence avec, en particulier, des cycles de l'ordre de 90 000 ans, présents aussi bien en domaine intertropical qu'en domaine subantarctique. Des fluctuations à périodicité de l'ordre de 300 000 ans sont aussi perceptibles ; le tout module un approfondissement généralisé de la CCD depuis environ 3-4 M.a. (fig. 3) qui passe d'environ 3 500-4 000 m à 4 500-5 000 m selon les régions. Ce phénomène peut être considéré comme étant à l'origine d'une progradation des faciès calcaires vers les zones profondes des bassins océaniques. D'importantes variations accompagnent aussi le passage Paléogène-Néogène (fig. 4). Les causes de ces fluctuations qui ont pour une profondeur donnée modifié considérablement les taux d'accumulation de calcaire sont certainement d'origines très diverses. Pour les hautes fréquences, Denis-Clocchiatti (1980) a montré qu'elles étaient dues aux fluctuations latitudinales de grande amplitude des fronts hydrologiques et de leurs dépendances, comme par exemple le courant méridional de la ceinture équatoriale indienne ou le front australasien associé au front polaire. Pour les fluctuations à faible fréquence, diverses explications ont été proposées : variations du niveau des mers accompagnant les grandes régressions et transgressions avec, dans le cas des transgressions, transfert de calcaire totalement piégé sur les plates-formes épicontinentales, variations régionales de la productivité — les deux pouvant d'ailleurs être liées —, refroidissement des masses d'eaux et intensification de la circulation océanique profonde, etc. Ces événements probables ont dû peser à la fois sur le chimisme de l'eau de mer et sur la cadence d'extraction du calcaire dissous.

Pour ce qui concerne les dépôts siliceux, un événement planétaire est à l'origine de l'édification d'une épaisse et large ceinture circumantarctique de boues à Diatomées et Radiolaires : c'est l'apparition, il y a quelque 40 M.a., puis le développement il y a moins de 15 M.a. et la remontée vers les basses latitudes de la divergence hydrologique antarctique (*in* Leclaire, 1979 et 1980). Un changement sédimentaire complet s'en est suivi : substitu-

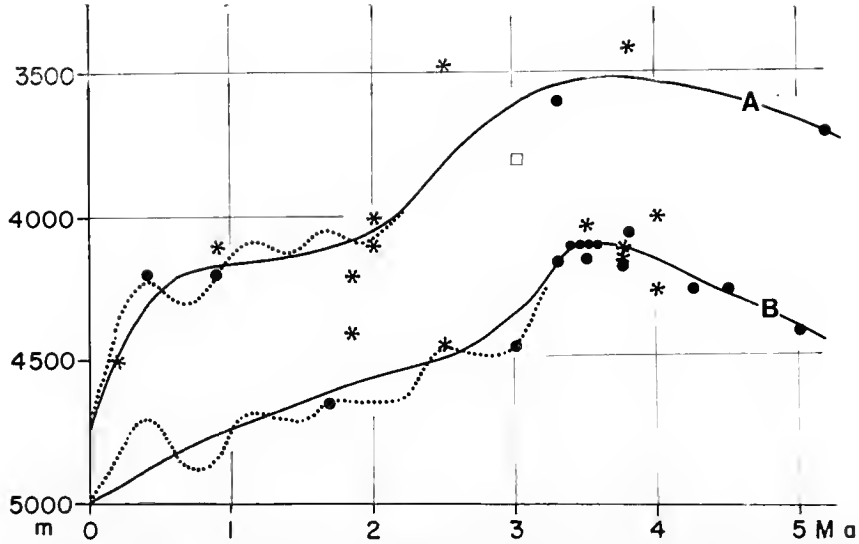


Fig. 3. — Variation de la profondeur du passage de faciès boues carbonatées-boues rouges (CCD) au cours du Plio-Quaternaire dans l'océan Indien. En A : configuration valable pour le secteur central ; en B : pour les secteurs intertropical, subtropical et subantarctique.

Les cercles pleins représentent la profondeur du passage de faciès effectivement constatée ; les étoiles figurent la profondeur probable de la CCD calculée. Le carré indique la présence de boues rouges. En trait plein : évolution moyenne de la CCD ; en pointillé : représentation très schématisée de la modulation liée aux fluctuations périodiques plio-quaternaires.

(Repris de Denis-Clocchiatti, 1980.)

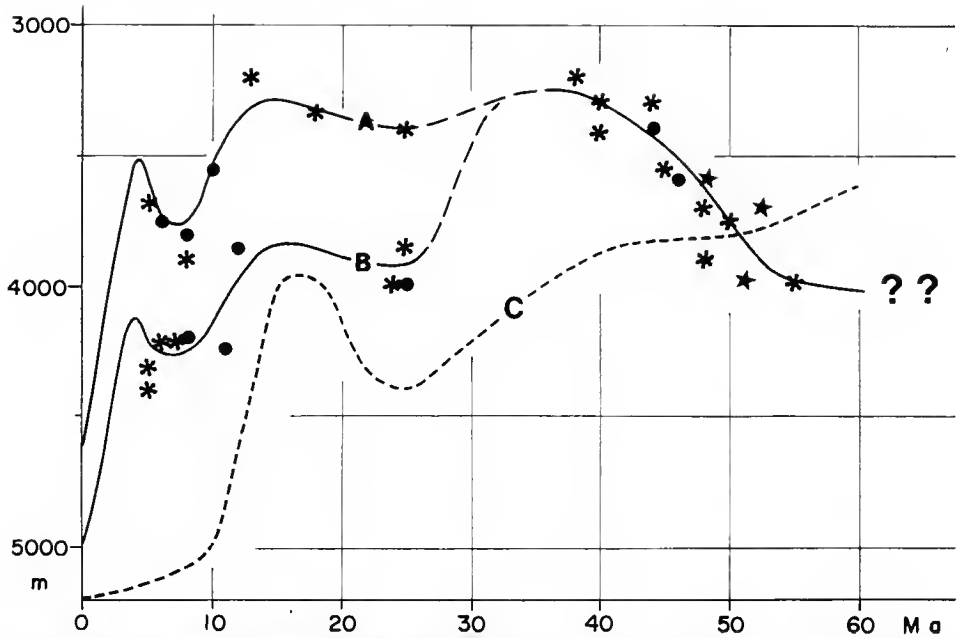


Fig. 4. — Fluctuations de la CCD au Cénozoïque dans l'océan Indien.

En traits pleins, les configurations proposées pour le secteur central (A) et pour les secteurs intertropical, subtropical et subantarctique (B) ; en tireté, configuration proposée par Van Andel (1975). Les étoiles représentent les données obtenues à partir des forages 213, 215 et 245 du « Glomar Challenger » ; les points étoilés proviennent du calcul de la profondeur probable de la CCD ; les cercles pleins figurent les cas où le passage de faciès boues carbonatées-boues rouges a effectivement été observé dans les carottes provenant de carottages à piston.

(Repris de Denis-Clocchiatti, 1980.)

tion des faciès siliceux aux faciès carbonatés, Leclaire (1979 et 1980) soutient par ailleurs que la construction de séries siliceuses à Diatomées et Radiolaires en bordure des marges et aux abords de la zone intertropicale et l'accroissement des taux d'accumulation de la silice biogène au niveau des ceintures équatoriales elles-mêmes sont à mettre en relation avec l'intensification des upwellings côtiers et hauturiers ; intensification entraînant un « bloom » de productivité notamment du plancton siliceux qui suppose des réorganisations régionales, voire globales, des courants de surface et de la circulation éolienne en basse atmosphère (Leclaire, 1979).

2. **Modifications diagénétiques**

La pression lithostatique qui s'exerce dans la partie basale des grands corps sédimentaires carbonatés d'une part, et surtout le fractionnement biologique à l'origine du déséquilibre entre le calcaire biologiquement construit et les carbonates en solution dans les eaux interstitielles d'autre part, sont à l'origine d'une réorganisation plus ou moins poussée des épaisses séries carbonatées (exemple : le plateau de l'Ontong Java dans le Pacifique ouest-équatorial, legs 7 et 30 du « Glomar Challenger » ; Winterer *et al.*, 1971 ; Andrews, Packham *et al.*, 1975). Le gradient géothermique joue vraisemblablement aussi un rôle. Il s'ensuit une remise en solution du calcaire des particules les plus solubles (par exemple : fragments de tests poreux de Foraminifères) qui s'accompagne de manière concomitante d'une reprécipitation sur les particules les moins solubles servant de germes, avec libération de calcium et de strontium et absorption de magnésium. Le résultat de ces phénomènes est un tassement considérable de la série lithologique, une diminution de sa porosité et une évolution du sédiment qui passe de l'état d'une boue calcaire à une craie, puis à un calcaire crayeux et en limite à un calcaire micritique massif où l'on ne trouve pratiquement plus que des fantômes de microfossiles. Dans cette évolution, le devenir des eaux interstitielles est encore inconnu. La réduction totale d'épaisseur d'une série idéalement faite de haut en bas d'une boue très hydratée et poreuse peut atteindre un facteur 3 et peut se calculer selon une formule simple établie par Schlanger *et al.* (1973). Une telle évolution n'est pas sans conséquences pour la biostratigraphie selon les microfossiles. C'est en fait un véritable processus d'effacement qui aboutit notamment à une destruction très poussée des Foraminifères, une recristallisation intense des coccolithes rendant toute détermination spécifique illusoire.

Il est possible que le gradient géothermique et la présence d'eaux interstitielles relativement chaudes en profondeur dans les grands corps sédimentaires à squelettes siliceux favorisent une remise en solution de cette silice biogène (voir par exemple Cann, Langseth *et al.*, *sous presse*). C'est sans doute l'une des origines possibles des silicifications dans les séries sédimentaires carbonatées et siliceuses aboutissant à la construction de bancs de cherts superposés de très grande surface ou de bancs de craie silicifiés, phénomènes qui concourent de manière évidente à une modification des propriétés physiques du sédiment (densité, porosité, rigidité, etc. ; voir Mayer, 1979).

Il est donc aujourd'hui devenu très clair que l'interprétation des données indirectes de la géophysique avec, en particulier, la stratigraphie acoustique — encore appelée sismostratigraphie — qui vient du développement des méthodes de la sismique réflexion continue, passe par une connaissance, la plus précise possible, de ces facteurs et mécanismes de la

genèse et de la diagenèse des séries sédimentaires pélagiques. Ceci apparaît comme d'autant plus important que l'exploration des domaines marginaux profonds de l'océan à des fins d'inventaires de sites potentiellement intéressants, du point de vue pétrolier par exemple, va s'intensifier. Il devient nécessaire de mieux comprendre les conditions de mélange ou d'interstratification entre les particules d'origine planctonique et les détritus terrigènes. Réciproquement, l'exploitation de plus en plus poussée de ces données géophysiques nous apprendra beaucoup sur les rythmes, cycles et autres phénomènes sédimentaires, en bref sur les archives que constituent ces séries lithologiques du point de vue de l'histoire de l'océan mondial.

SÉRIES SÉDIMENTAIRES PÉLAGIQUES ET ÉVOLUTION DU MICROPLANCTON

I — Biozonation du plancton à squelette et spéciation

1. Zonation géographique

Au cours des deux dernières décennies, d'importants travaux ont contribué à préciser la distribution géographique et, partant, les aires de dispersion des espèces vivantes, notamment de Foraminifères planctoniques (Boltovskoy, 1969 ; Bé et Tolderlund, 1971 ; etc.) et de Coccolithophoridés (Mc Intyre et Bé, 1967 ; Okada et Honjo, 1973, etc.). Les cartes de répartition ainsi obtenues pour le vivant ont été comparées avec celles dressées à partir de l'étude des squelettes dans les sédiments récents du fond des océans (Mc Intyre et Bé, 1967 ; Bé, 1977 ; Geitzenauer *et al.*, 1977 ; etc.). Pour peu que l'on ne prenne en compte que les sédiments déposés au-dessus de la profondeur de dissolution du calcaire, la distribution des squelettes sur le fond constitue une excellente image de leur répartition dans les masses d'eau susjacentes.

Il apparaît clairement qu'une zonation latitudinale est le phénomène prédominant à grande échelle, avec une série d'assemblages d'espèces et de variétés caractéristiques des eaux équatoriales, tropicales, tempérées (intermédiaires), subpolaires et polaires. A moyenne échelle, des assemblages sont même directement associés à des masses d'eau et aux grands courants. Cette constatation a d'ailleurs abouti à l'élaboration de fonctions de transfert liant la composition de ces assemblages à la température des eaux, équations ayant permis notamment — dans le cadre du projet CLIMAP (Cline et Hays, 1976) — l'établissement de courbes de paléotempératures en accord avec les données du $\delta^{18}O$ (Imbrie et Kipp, 1971). Des discontinuités hydrologiques comme le front polaire antarctique (« front australasien », Gordon, 1972) apparaissent même comme une véritable barrière séparant les eaux polaires, dépourvues de Coccolithophoridés et conservant une microfaune monospécifique de Foraminifères à *Globigerina pachyderma* senestre, des eaux subpolaires riches en nannofossiles calcaires et en Foraminifères planctoniques.

Il est maintenant acquis que cette biozonation du plancton à squelette est « climatique » et répond en quelque sorte à la zonation thermique et hydrologique engendrée par le gradient latitudinal de température et modulée par les grands courants géostrophiques. Des travaux

comme ceux de Haq (1980) ont montré que pour la nannoflore à squelette calcaire, une telle zonation s'est esquissée progressivement au Miocène dans l'Atlantique, avec acquisition d'une complexité croissante au terme de fluctuations manifestement climatiques en relation avec l'édification de l'inlandsis antarctique.

Les spécialistes reconnaissent des taxons dont la niche écologique est constituée par des eaux chaudes : par exemple *Globorotalia menardii* et *Globoquadrina dutertrei* pour les Foraminifères et *Cyclococcolithus fragilis*, *Oolithotus antillarum* pour les Coccolithophoridés. D'autres taxons semblent peupler préférentiellement les eaux froides comme *Globigerina pachyderma* pour les Foraminifères et *Coccolithus pelagicus* pour les Coccolithophoridés. D'autres espèces présentent des variétés manifestement adaptées aux différents types d'eaux comme *Emiliania huxleyi* que l'on trouve aussi bien dans les zones subpolaires qu'équatoriales (Geitzenauer *et al.*, 1977) que dans celles chaudes et sursalées de la mer Rouge ou celles froides et dessalées de la mer Noire, là où cette espèce constitue une nannoflore monospécifique depuis 3 000 ans (Ross *et al.*, 1970 ; Stoffers *et al.*, 1978). Des variétés écologiques sont aussi connues parmi les Foraminifères comme *Globigerina bulloides antarctica* (Keany et Kennett, 1972), caractéristique de la zone subantarctique, et *Globigerina pachyderma*, formes dextre et senestre, des zones froides.

2. Zonation stratigraphique

Comme chacun sait, l'établissement d'échelles biostratigraphiques par les paléontologistes depuis plus d'un siècle a été un apport fondamental pour la géologie sédimentaire stratigraphique. Les progrès de cette biostratigraphie ont d'abord autorisé une chronologie relative des dépôts, puis des calibrages grâce aux méthodes de radiochronologie et à la détermination des inversions du champ magnétique terrestre permettant maintenant d'effectuer raisonnablement, en routine, de véritables datations. Point n'est besoin d'y revenir ici dans le détail. Rappelons cependant que le programme de forages océaniques DSDP, puis IPOD, s'est appuyé tout particulièrement sur l'utilisation d'échelles biostratigraphiques selon les Foraminifères (Bolli, 1966 ; Blow, 1969 ; Postuma, 1971 ; etc.) et les nannofossiles calcaires (Martini, 1971 ; Bukry, 1973 et 1975 ; Roth, 1973 ; Edwards et Perch-Nielsen, 1975 ; etc.). La zonation biostratigraphique de ces microfossiles du plancton permet non seulement l'établissement d'une bonne stratigraphie des couches traversées mais aussi le contrôle de la progression du forage dans les séries sédimentaires. Elle a contribué à la vérification de l'hypothèse de l'expansion des fonds océaniques.

Pour le Cénozoïque, on compte en moyenne une cinquantaine de biozones (zones ou sous-zones) selon les nannofossiles calcaires (Coccolithophoridés et Discoasters) et environ 45 biozones selon les Foraminifères planctoniques ; les deux échelles s'appliquant à l'océan mondial au Paléogène et plus restrictivement aux zones « chaudes » de l'océan mondial au Néogène et au Quaternaire. Des corrélations ou adaptations entre ces échelles « globales » et des échelles locales ou régionales sont parfois nécessaires.

La définition d'une biozone repose sur le repérage de l'apparition successive de taxons nouveaux, ou sur celui d'une apparition et d'une extinction (ou vice-versa) ou sur deux extinctions successives ou enfin sur des modifications quantitatives et qualitatives de la composition de l'assemblage de microfossiles. La fréquence de ces événements détermine le nombre de biozones par unité de temps (cf. fig. 5F) et ainsi la discrimination chronologique

et la finesse des datations. Ainsi, au passage Paléocène-Éocène ou durant le Miocène moyen, les biozones selon les nannofossiles calcaires représentent des intervalles de temps inférieurs au demi-million d'années.

Cette biozonation, outil indispensable du géologue stratigraphe, est donc construite à partir d'événements phylétiques et est, en définitive, une certaine représentation de l'évolution des êtres planctoniques dans le passé.

3. Zonation et spéciation

L' « année Darwin » (Blanc, 1982), commémorant le centenaire de sa mort et venant après le cent-cinquantenaire de la mort de Lamarck (1979), a donné lieu à divers écrits et manifestations qui ont attiré l'attention des non-spécialistes sur les progrès de la pensée en matière d'évolution des êtres vivants. La théorie synthétique néo-darwinienne se trouve sérieusement remise en question, notamment à la suite de travaux de paléontologistes comme Eldredge et Gould (1972). D'aucuns vont même jusqu'à envisager la disjonction entre adaptation et spéciation, considérées comme phénomènes sans relation directe, et distinguent la microévolution (remplacement de gènes par d'autres dans une population) de la macroévolution (remplacement d'une espèce par une autre).

L'évolution du plancton à test calcaire a déjà fait l'objet d'un certain nombre de travaux, notamment ceux de Bramlette et Martini (1964) ; Haq (1971 et 1973) ; Gartner et Keany (1978) ; Thierstein (1981) et bien sûr Tappan (1971), Tappan et Loeblich (1973), aussi bien en ce qui concerne les Foraminifères planctoniques que les nannofossiles calcaires.

La pratique de la biostratigraphie conduit à formuler quelques remarques quant à l'application des diverses théories de l'évolution en présence. Ainsi, la notion de remplacement d'une espèce par une autre, graduelle (Simpson, 1944) ou brusque (Eldredge et Gould, 1972 ; Mayr, 1963 et 1980) est-elle difficilement applicable aux espèces fossiles du plancton à squelette. Ce qui semble maintenant acquis, c'est que dans la plupart des cas une apparition, dans la mesure où elle correspond réellement à un phénomène de spéciation, n'est pas graduelle mais brusque et très vraisemblablement isochrone dans la zone « chaude » des trois océans. En outre, à grande échelle, se seraient succédées — sans relation directe — des phases de spéciation intenses, notamment pour les nannofossiles calcaires (Haq, 1971 et 1973) et pour les Foraminifères planctoniques (Tappan et Loeblich, 1973) : le Santonien-Campanien-Maestrichtien, le Paléocène supérieur-Éocène inférieur et le Miocène moyen, en alternance avec des périodes d'extinctions massives : limite Crétacé-Tertiaire, Éocène supérieur-Oligocène et Plio-Quaternaire. Ces périodes sont même interprétées par Fisher et Arthur (1977) comme des phases respectivement polytaxiques et oligotaxiques qui se succéderaient avec plus ou moins d'amplitude et une période d'environ 32 M.a. (fig. 5E). Ces auteurs pensent même que pendant les phases oligotaxiques, les populations du microplancton tendent — localement — vers une monospécificité relative avec « bloom » d'espèces dites « opportunistes » comme *Braurudosphaera bigelowi* (Coccolithophoridé) au Crétacé supérieur-Paléocène et à l'Oligocène ou *Ethmodiscus rex* (Diatomée) pour la période actuelle (cf. fig. 5E). De même, on peut considérer que le nannofossile calcaire *Emiliania huxleyi* qui colonise tous les biotopes de l'océan actuel, à l'exception des zones polaires, fait partie de ces espèces « opportunistes ». Toujours selon Fisher et

Arthur, les périodes polytaxiques seraient, elles, marquées par le développement de prédateurs de grande taille comme les Mésosaures au Crétacé supérieur, les Balénoptères au Paléogène ou les requins au Néogène. Il convient de souligner que ces observations présentent une grande analogie avec celles réalisées par Eldredge et Gould (1972) portant sur la distribution stratigraphique du trilobite *Phacops* dans les séries sédimentaires silurodévoniennes de l'état de New York. C'est à partir de cette étude que ces auteurs ont formulé une nouvelle théorie : l'évolution par équilibres intermittents, aux termes de laquelle sont distinguées des périodes à faible taux d'évolution (phénomènes de stase) et des périodes de remplacements brusques par des espèces différentes. Dans ses grands traits, cette nouvelle théorie semble bien — en première analyse — rendre compte de l'évolution du microplancton à test calcaire dans les océans depuis le Crétacé (fig. 5E). Cette notion de phases successives dans l'évolution se trouve en outre assez bien illustrée par l'évolution du groupe des Discoasters (Haq, 1971). Apparaissant brusquement pendant la période de spéciation manifestement polytaxique du Paléocène supérieur - Éocène inférieur, ce genre voit le nombre d'espèces qui le caractérise se réduire considérablement pendant la période oligotaxique de l'Oligocène, se développer à nouveau au Miocène moyen, puis se réduire à une seule espèce (*Discoaster brouweri*) au Pliocène terminal, pour disparaître vers 1,7 M.a. au voisinage du sommet de l'événement paléo-magnétique Olduvaï. Si l'extinction de ce groupe est graduelle pendant le Pliocène, l'extinction de *D. brouweri* en tant qu'espèce peut être considérée comme brusque (moins de 200 000 ans) mais annoncée, semble-t-il, par des perturbations en ce qui concerne la symétrie, réduction du nombre de bras (de 6 à 3) de l'astérolithe, etc. (Denis-Clocchiatti, 1980 ; Backman et Shackleton, 1983/84).

Jusqu'à cette dernière décennie, le biostratigraphe observant une apparition d'espèce admettait implicitement que cet événement correspondait à un phénomène phylétique : spéciation sur place. Or, depuis Mayr (1963) et la formulation de sa théorie auxiliaire de la spéciation par isolement géographique d'une population fondatrice (spéciation allopatrique), théorie reprise par Eldredge et Gould, la définition même de la notion de biozonation reçoit un éclairage nouveau. En effet, aux termes de cette théorie, les apparitions stratigraphiques seraient directement liées à une série d'immigrations avec recolonisation du milieu par des espèce-filles nées ailleurs, dans des sites géographiques singuliers.

A notre connaissance, il n'est pas encore possible au biostratigraphe utilisant les restes planctoniques fossiles de se prononcer sur la validité de cette théorie de la spéciation allopatrique par rapport à la spéciation sympatrique. Mais il y a tout lieu de penser que la multiplication des forages dans les sites les plus divers du domaine océanique, d'une part, et, d'autre part, les progrès des méthodes de datation ou de calages et de corrélations stratigraphiques comme la magnétostratigraphie (avec cryomagnétomètre) et la géochimie des isotopes stables ($\delta^{18}O$, $\delta^{13}C$) devraient permettre assez aisément de tester dans les années qui viennent la validité de ces propositions.

II — Paléoenvironnement et évolution du plancton

La distinction entre épisodes d'extinction et de spéciation doit être nuancée. Un épisode d'extinction peut être caractérisé par des disparitions massives de type catastrophique ou par des disparitions progressives, sans renouvellement des espèces, conduisant aux

périodes oligotaxiques de Fisher et Arthur (1977). Ces épisodes de spéciation sont, eux, plus strictement caractérisés par l'augmentation considérable du nombre d'espèces nouvelles, même si ce phénomène est suivi par des extinctions progressives. Un tel épisode correspond généralement aux périodes polytaxiques.

1. Les époques d'extinctions intenses

En dépit des difficultés liées à l'étude de l'évolution du microplancton à test calcaire, difficultés rappelées entre autres par Thierstein (1981), voire des doutes sur la possibilité d'aller plus avant dans la compréhension des phénomènes phylétiques ayant affecté les êtres vivants dans le passé, plusieurs auteurs ont néanmoins tenté de replacer ces phénomènes dans le contexte des modifications de l'environnement : température, salinité, densité des eaux, variations du niveau de la mer, etc. Il semble que l'attention se soit particulièrement focalisée sur les épisodes d'extinctions massives et tout spécialement sur la limite Crétacé-Tertiaire.

La limite Crétacé-Tertiaire

Cet événement, caractérisé par les grandes disparitions que l'on sait (Dinosaures, Ammonites, etc.), est très fortement accusé par le microplancton à test calcaire : par exemple, sur plus d'une centaine d'espèces ou de morphotypes de Coccolithophoridés, moins d'une dizaine subsiste lorsque l'on passe du Maestrichtien au Danien (65 M.a. : Bramlette et Martini, 1964 ; Gartner et Keany, 1978 ; Thierstein, 1981 ; et bien d'autres). En outre, parmi les Foraminifères planctoniques des genres entiers disparaissent totalement comme par exemple le genre *Globotruncana*. Cet événement intensément étudié au niveau de coupes ou de forages de référence s'apparente par sa soudaineté et son intensité à une véritable « crise biologique ».

La recherche des causes de cet effondrement du planeton est actuellement entreprise principalement selon deux approches : « isotopique » et « géochimique ».

L'étude du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{18}O$ montre qu'à la limite Crétacé-Tertiaire, ces rapports montrent des variations brusques et de grandes amplitudes pour un bref intervalle de temps. Ceci a été interprété soit en termes de réchauffement puis de refroidissement soudain, accompagnés de grandes perturbations dans la productivité planctonique, soit en faisant appel à l'injection brutale à la surface de l'océan d'eau dessalée, de l'océan Arctique par exemple, modifiant la densité et la structure des masses d'eaux de surface (installation d'une pycnocline permanente...), phénomène qui aurait aussi eu des conséquences catastrophiques pour le plancton. Cette théorie, présentée par Gartner et Keany (1978) et reprise par Thierstein et Berger (1978), met en jeu un phénomène tectonique majeur ayant ouvert un passage entre l'océan Arctique et l'océan mondial.

L'approche « géochimique » est fondée sur la découverte d'un enrichissement considérable en iridium et osmium dans la couche de sédiments décarbonatés où s'effectue le passage. Cette augmentation anormale de la concentration de ces deux corps est mise en relation avec l'injection à ce moment de matériaux extra-terrestres comme suite à l'explosion d'un astéroïde (Alvarez *et al.*, 1980 ; Hsü, 1980 ; et bien d'autres) lors de son contact avec la Terre.

Quelque soit le bien-fondé de ces théories et de diverses autres (y compris celle faisant référence aux conséquences d'une importante transgression marine sur les faunes et flores

continentales), elles illustrent la tendance actuelle d'interpréter cette crise biologique en terme de catastrophe. De nombreuses difficultés subsistent cependant comme, par exemple, le fait que l'extinction des genres et des groupes n'est pas aussi catastrophique que les phénomènes invoqués et les espèces ou les morphotypes de nannofossiles qui y survivent sont apparus avant, pendant le Maestrichtien (cf. THIERSTEIN, 1981).

Pendant l'Oligocène

Il serait plus exact de dire que l'Oligocène est un épisode oligotaxique pendant lequel se produit une réduction progressive du nombre d'espèces de nannofossiles et de Foraminifères, réduction amorcée dans l'Éocène supérieur, sans renouvellement, plutôt qu'une période d'extinction brutale. C'est à ce titre qu'il convient de différencier les extinctions à la limite Crétacé-Tertiaire et celles qui se produisent graduellement à la limite Paléogène-Néogène. A l'Oligocène supérieur, le nombre d'espèces de nannofossiles est réduit à une dizaine ; une telle réduction du nombre d'espèces affecte aussi les Foraminifères planctoniques.

Depuis les travaux de SHACKLETON et KENNETT (1975 *a* et *b* ; fig. 5B) notamment, on sait que cette période a été marquée par un refroidissement considérable des eaux de surface et des eaux de fond à proximité du continent antarctique, phénomène accompagnant l'établissement d'une circulation circumantarctique comme suite à la séparation de l'Antarctique et de l'Australie, à la rupture de la Ride de Tasmanie, et à l'ouverture du passage de Drake (voir par exemple LECLAIRE, 1979). Le $\delta^{18}O$ comme le $\delta^{13}C$ traduisent de nouveau, à ce moment là, d'importantes perturbations dans le milieu océanique dont les majeures semblent être, outre le refroidissement : le développement d'un gradient thermique latitudinal et vertical important avec restructuration des masses d'eaux, l'apparition d'une circulation géostrophique nouvelle, le premier englacement important d'une partie de l'Antarctique et la régression du niveau général des mers (fig. 5A).

Ces phénomènes ne sont pas rigoureusement synchrones, ils se produisent cependant dans un intervalle de temps assez bref (10 M.a. environ) et semblent bien avoir eu des effets directs sur la vie planctonique dans l'océan mondial (fig. 5).

Pendant le Plio-Quaternaire

A partir du Miocène terminal, la zonation latitudinale de type actuel se met progressivement en place, de même que s'accentue le gradient thermique. C'est l'entrée de la planète dans une nouvelle ère glaciaire à climat fortement contrasté. Comme à l'Oligocène, ceci semble se traduire par une série d'extinctions échelonnées dans le temps (5 à 6 M.a.) dont la disparition totale d'un groupe, celui des Discoasters. Une fois de plus, contraste thermique et bas niveau moyen de l'océan semblent coïncider avec un épisode oligotaxique (cf. fig. 5A, 5B et 5E).

2. Les épisodes de spéciation

Moins spectaculaires que les phases d'extinction parce qu'ils ne soulignent pas les « grandes coupures » stratigraphiques, ils n'en constituent pas moins des événements majeurs au plan de l'analyse des facteurs de l'évolution du planeton. Trois épisodes ont été reconnus d'importance décroissante quand on se rapproche de l'Actuel : au Campanien et début

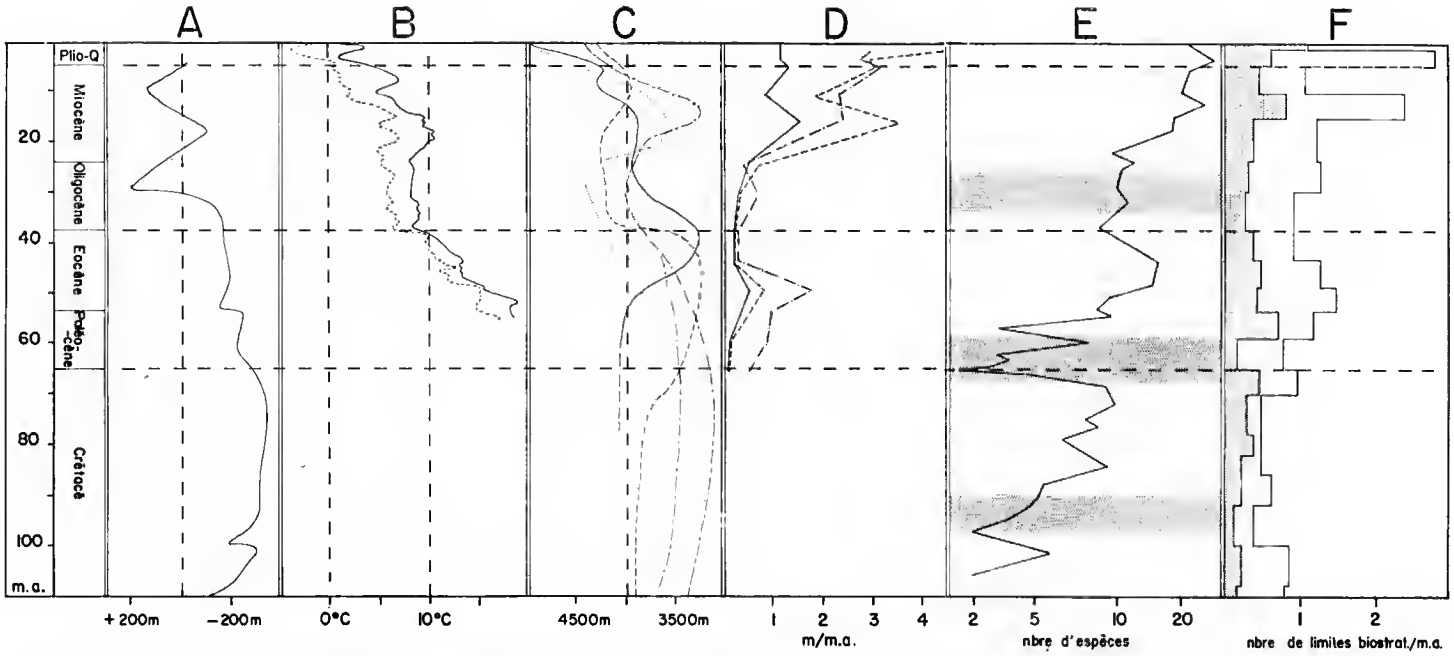


Fig. 5. — Tentative de corrélation pour les derniers 110 millions d'années entre :

A : Les variations relatives généralisées du niveau moyen des mers (d'après Vail *et al.*, 1978). En tireté : niveau actuel.

B : L'évolution de la température des eaux de surface (trait plein) et de fond (tireté) aux abords de l'Antarctique depuis le Paléocène, déduite de l'étude du $\delta^{18}O$ dans les tests de Foraminifères planctoniques (repris de Shackleton et Kennett, 1975*a*).

C : Les fluctuations de la CCD (profondeur du changement de faciès boues calcaires-boues rouges) dans l'océan Atlantique Nord (points), Sud (points-traits), l'océan Pacifique (tireté) (d'après Van Andel, 1975) et l'océan Indien (trait plein) (d'après Denis-Glocchiatti, 1980).

D : L'évolution des taux d'accumulation (exprimés en mètres par million d'années) dans l'océan Atlantique (sédiment total en tireté, carbonate en trait plein) et dans l'océan Indien (sédiment total en points-traits) (d'après Davies *et al.*, 1977).

E : Les changements dans la diversité pélagique représentés par les variations du nombre d'espèces de Globigerinidae (exprimées en échelle logarithmique). Les épisodes polytaxiques — marqués par la présence de superprédateurs — sont séparés par des périodes plus ou moins fortement oligotaxiques (figurées en grisé) que l'on retrouve environ tous les 32 millions d'années, accompagnées par le « bloom » de certaines formes du microplancton (cf. *Braarudosphaera bigelowi*, *Ethmodiscus rex*, etc.) (d'après Fisher et Arthur, 1977).

F : L'évolution du nombre de limites biostratigraphiques par million d'années pour le microplancton à squelette calcaire (Foraminifères en grisé et nannofossiles en blanc) établie d'après les échelles biostratigraphiques existantes en 1975 (d'après Moore et Romine, 1981).

du Maestrichtien, au début de l'Éocène et au Miocène moyen (fig. 5F). Cette succession est bien établie pour les nannofossiles ; les données disponibles pour les Foraminifères ne l'infirment pas, au contraire.

La nannoflore, au Campanien, compte plus d'une centaine d'espèces ou de morphotypes de Coccolithophoridés. A la fin du Paléocène et au début de l'Éocène, elle s'enrichit des différentes espèces reconnues de Discoasters, groupe dont la dernière explosion au Miocène moyen signe la dernière phase polytaxique (fig. 5E).

Les auteurs s'accordent pour reconnaître que ces épisodes polytaxiques à haut degré de spéciation sont caractérisés par un haut niveau de la mer, la présence d'un océan « chaud » ou, en tous cas, thermiquement peu contrasté avec aussi une faible profondeur de disparition des carbonates (cf. fig. 5A, 5B, 5C, 5D et 5E).

Il semble donc que l'existence de mers épicontinentales de grande extension constitue l'un des facteurs favorables à la spéciation pour le monde microplanctonique à test calcaire bien qu'il n'y ait pas corrélation absolue. Les causes de cette relation sont encore inconnues.

EN GUISE DE CONCLUSION

Il ne peut y avoir de conclusion au terme de ce survol, d'abord parce que ce dernier est par trop schématique, voire caricatural, ensuite et surtout parce que les corrélations entre phénomènes phylétiques et phénomènes géologiques à grande échelle ne sont pas encore assez affinées. De plus, la compréhension actuelle des événements géologiques dont la trace est inscrite dans les séries sédimentaires pélagiques n'est pas encore suffisante. Mais, comme des progrès considérables ont été réalisés au cours de la dernière décennie dans la connaissance des paléoenvironnements océaniques, grâce notamment au programme JOIDES qui a, en outre, révélé le rôle déterminant du plancton à squelette dans l'édification des séries sédimentaires dans les bassins océaniques, il y a tout lieu de s'attendre à ce que le problème de l'évolution des êtres microplanctoniques à squelette attire de plus en plus l'attention.

Quoi qu'il en soit, on en arrive à supposer qu'il puisse exister quelques relations entre contraste climatique, bas niveau des mers et oligotaxie d'une part, et, d'autre part, entre haut niveau d'un océan à faible gradient de densité thermique et polytaxie. On pense par ailleurs que — indépendamment du glacio-eustatique — les variations du niveau des océans, plus précisément les transgressions et les régressions, pourraient être pour une bonne part en relation avec les modifications de volume des bassins océaniques. On devine, en outre, que la disposition des masses continentales, leur nombre et leur extension à la surface de la planète, les orogenèses, doivent peser considérablement sur les relations continent-océan et, partant, sur les climats. Au bout du compte, on finit par s'interroger sur le rôle d'événements décrits par la théorie de la tectonique des plaques ou sur ceux éventuellement induits par eux dans l'évolution des êtres vivants et notamment du microplancton.

Une réponse positive ou négative à cette interrogation passe : 1) par un examen attentif des possibilités qu'offre la micropaléontologie en tant que discipline des sciences de la vie tournée vers la paléobiologie et l'évolution, et non plus en tant que discipline ancillaire de

la stratigraphie ; 2) par une meilleure connaissance des paléoenvironnements étudiés par des méthodes indépendantes de celles de la paléontologie (celles de la géochimie isotopique, de la géochimie des éléments en traces et de la sédimentologie) et par une analyse poussée de l'impact des phénomènes tectoniques sur la physique et la chimie de l'océan.

A ces divers titres, les séries sédimentaires pélagiques actuellement en domaine océanique apparaissent comme de véritables archives de l'océan. La poursuite de leur décryptage devrait jouer un rôle éminent dans la compréhension des relations qui semblent exister entre les modifications du milieu environnant et l'évolution des êtres planctoniques à squelette.

RÉFÉRENCES CITÉES

Alvarez, L. W., W. Alvarez, F. Asaro et H. V. Michel, 1980. — Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, **208** : 1095-1108.

Andrews, J. E., G. Packham *et al.*, 1975. — Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XXX : 753 p.

Backman, J., et N. J. Shackleton, 1983/84. — Quantitative biochronology of Pliocene and early Pleistocene calcareous nannofossils from the Atlantic, Indian and Pacific oceans. *Mar. Micropaleont.*, **8** : 141-170.

Bé, A. W. H., 1977. — An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. *In* : Oceanic micropaleontology. A. T. S. Ramsay (Ed.). Academic Press, London. Vol. 1 : 1-100.

Bé, A. W. H., et D. S. Tolderlund, 1971. — Distribution and ecology of living planktonic Foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. *In* : The Micropaleontology of oceans. B. M. Funnel et W. R. Riedel (Eds), Cambridge Univ. Press, p. 105-149.

Berger, W. H., 1967. — Foraminiferal ooze : solution at depths. *Science*, **156** : 383-385.

— 1972. — Deep sea carbonates : dissolution facies and age-depth constancy. *Nature*, **236** : 392-395.

Berger, W. H., M.-C. Bonneau et F. L. Parker, 1982. — Foraminifera on the deep sea floor : lysocline and dissolution rate. *Oceanologica Acta*, **5** (2) : 249-258.

Blanc, M., 1982. — Les théories de l'évolution d'aujourd'hui. *In* : *La Recherche*, **13** (129) : 26-40.

Blow, W. H., 1969. — Late middle Eocene to recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. Proc. 1st int. Conf. on Planktonic microfossils, Genève, 1967, E. J. Brill Ed., Leiden. Vol. 1 : 199-422, 52 pl.

Bolin, B., E. T. Degens, P. Duvigneaud et S. Kempe, 1979. — The global biogeochemical carbon cycle. *In* : The global carbon cycle. B. Bolin, E. T. Degens, S. Kempe et P. Ketner (Eds), John Wiley and Sons, New York, 1979, 1 vol. : 1-56.

Bolli, H. M., 1966. — Zonation of Cretaceous to Pliocene marine sediments based on planktonic Foraminifera. *Bolv Inform. Asoc. venez. Geol. Min. Petrol.*, **9** (1) : 3-32.

Boltovskoy, E., 1969. — Living planktonic foraminifera at the 90° E meridian from the Equator to the Antarctic. *Micropaleontology*, **15** : 237-255.

Bramlette, M. M., et E. Martini, 1964. — The great change in calcareous nannoplankton fossils between the Maestrichtian and Danian. *Micropaleontology*, **10** : 291-322.

Broecker, W. S., et I. Takahashi, 1978. — The relationship between lysocline depth and *in situ* carbonate ion concentration. *Deep Sea Res.*, **25** : 65-95.

BUKRY, D., 1973. — Low latitude coccolith biostratigraphy zonation. *In* : M. T. EDGAR, J. B. SAUNDERS *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XV : 685-703.

— 1975. — Coccolith and silicoflagellate stratigraphy, North western Pacific ocean, DSDP, Leg 32. *In* : R. L. LARSON, R. MOBERLY *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XXXII : 677-701.

CANN, J. R., M. G. LANGSETH *et al.* (*sous presse*). — Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. LXIX.

CLINE, R. M., et J. B. HAYS, 1976. — Investigation of Late Quaternary Paleo-oceanography and Paleo-climatology. *Mem. geol. Soc. Am.*, **145** (1 vol.) : 464 p.

DAVIES, T. A., W. W. HAY, J. R. SOUTHAM et T. R. WORSLEY, 1977. — Estimates of Cenozoic oceanic sedimentation rates. *Science*, **197** : 53-55.

DENIS-CLOCCHIATTI, M., 1980. — Sédimentation carbonatée et paléoenvironnement dans l'océan Indien au Cénozoïque. Thèse d'État, Mus. natn. Hist. nat. et Univ. Paris VI, *Mém. Soc. géol. Fr.*, 1982, nlle sér., **60** (143) : 1-92, 74 fig., 28 tabl.

EDWARDS, A. R., et K. PERCH-NIELSEN, 1975. — Calcareous nannofossils from the Southern Southwest Pacific Deep Sea Drilling Project, Leg 29. *In* : J. P. KENNETT, R. E. HOUTZ *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XXIX : 469-539.

ELDREDGE, N., et S. J. GOULD, 1972. — *In* : Models in Paleobiology. T. J. M. Schopf (Ed.), W. H. Freeman, Oxford.

FISHER, A. F., et M. A. ARTHUR, 1977. — Secular variations in the pelagic realm. *Spec. Publs Soc. econ. Palaeont. Miner., Tulsa*, n° 25 : 19-50.

GARTNER, S., et J. KEANY, 1978. — The terminal Cretaceous event : a geologic problem with an oceanographic solution. *Geology*, **6** : 708-712.

GEITZENAUER, K. R., M. B. ROCHE et A. MC INTYRE, 1977. — Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments. *In* : Oceanic micropaleontology. A. T. S. Ramsay (Ed.), Academic Press, London. Vol. 2 : 973-1008.

GORDON, A. L., 1972. — Introduction : physical oceanography of the South-East Indian ocean. *In* : Antarctic oceanology II — The Australian — New-Zealand Sector. *Antarct. Res. ser.*, D. E. Hayes (Ed.), **19** : 3-9.

HAQ, B. U. Z., 1971. — Paleogene calcareous nannoflora. Part IV — Paleogene nannoplankton biostratigraphy and evolutionary rates in Cenozoic calcareous nannoplankton. *Stockh. Contr. Geol.*, **25** : 129-158.

— 1973. — Transgressions, climatic change and the diversity of calcareous nannoplankton. *Mar. Geol.*, **15** : M25-M30.

— 1980. — Biogeographic history of Miocene calcareous nannoplankton and paleooecanography of the Atlantic ocean. *Micropaleontology*, **26** : 414-443.

HONJO, S., 1975. — Dissolution of suspended coccoliths in the deep-sea water column and sedimentation of coccoliths ooze. *In* : Dissolution of deep-sea carbonates. W. Sliter, A. W. H. Bé et W. H. Berger (Eds). *Spec. Publs Cushman Fdn Foram. Res.*, n° 13 : 115-128.

— 1976. — Coccoliths : production, transportation and sedimentation. *Mar. Micropaleont.*, **1** : 65-79.

HONJO, S., et J. EREZ, 1978. — Dissolution rates of calcium carbonate in the deep ocean ; an *in situ* experiment in the North Atlantic ocean. *Earth Planetary Sci. Letters*, **40** : 287-300.

HSÜ, K. J., 1980. — Terrestrial catastrophe caused by cometary impact at the end of Cretaceous. *Nature*, **285** : 201-203.

IMBRIE, J., et N. G. KIPP, 1971. — A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology : application to a late pleistocene caribbean core. *In* : The late Cenozoic glacial ages. Yale Univ. Press, New Haven, p. 71-181.

KEANY, J., et J. P. KENNETT, 1972. — Pliocene — early Pleistocene paleoclimatic history recorded in Antarctic — Subantarctic deep-sea cores. *Deep Sea Res.*, **19** : 529-548.

LECLAIRE, L., 1979. — L'océan Indien : une introduction à sa paléoocéanographie. *Cah. Indo-Pacif.*, **1** (3) : 249-296.

— 1980. — Genèse des sédiments pélagiques dans l'océan Indien austral. Paléoproductivité et paléoenvironnement. *In* : Recherches océanographiques dans l'océan Indien, Paris 20-22 juin 1977. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, série C, **43** : 55-73.

LECLAIRE, L., M. DENIS-CLOCCHIATTI et E. VERGÈS, 1981. — Environnements sédimentaires et nodules polymétalliques dans l'océan Indien. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, sect. C, (3) : 211-244.

LI, Y. H., T. TAKAHASHI et W. S. BROECKER, 1969. — Degree of saturation of $CaCO_3$ in the oceans. *J. geophysical Res.*, **74** : 5507-5525.

MANTON, I., et G. F. LEEDALE, 1969. — Observations on the microanatomy of *Coccolithus pelagicus* and *Criscosphaera carterae*, with special reference to the origine and nature of coccolithus and scales. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49** : 1-16.

MANTON, I., et L. S. PETERFI, 1969. — Observations on the fine structure of coccolithus scales and the protoplast of a fresh-water Coccolithophorid *Hymenomonas roseola* Stein, with supplementary observations on the protoplasm of *Criscosphaera carterae*. *Proc. R. Soc.*, sér. B, **172** : 1-15.

MARTINI, E., 1971. — Standard Tertiary calcareous nannoplankton zonation. *In* : Proceed. II Plankt. Conf. Roma, 1970, p. 739-785.

MAYER, L. A., 1979. — Deep sea carbonates : acoustic, physical and stratigraphic properties. *J. Sedim. Petrol.*, **49** : 819-836.

MAYR, E., 1963. — Animal species and evolution. Belknap Press of the Harvard Univ. Press, Cambridge, 797 p.

MAYR, E., et W. B. PROVINE, 1980. — The evolutionary synthesis : perspectives on the unification of biology. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, London, 487 p.

MC INTYRE, A., et A. W. H. BÉ, 1967. — Modern Coccolithophoridae of the Atlantic ocean. Placoliths and cyrtoliths. *Deep Sea Res.*, **14** : 561-597.

MOORE, T. C., Jr, et K. ROMINE, 1981. — In search of biostratigraphic resolution. *In* : The Deep Sea Drilling Project : a decade of progress. *Spec. Publs Soc. econ. Palaeont. Miner., Tulsa*, n° 32 : 317-334.

OKADA, H., et S. HONJO, 1973. — The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep Sea Res.*, **20** : 355-374.

PETERSON, M. N. A., 1966. — Calcite : rates of dissolution in a vertical profile in the Central Pacific. *Science*, **154** : 1542-1544.

POSTUMA, J. A., 1971. — Manual of planktonic Foraminifera. Elsevier Publish. Comp., Amsterdam. 1 vol. : 420 p.

RENARD, M., 1979. — Aspect géochimique de la diagenèse des carbonates. *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, 2e sér., sect. IV, n° 2 : 133-152.

ROSS, D. A., E. T. DEGENS et J. MAC ILVAINE, 1970. — Black Sea : recent sedimentary history. *Science*, **170** : 163-165.

ROTH, P. H., 1973. — Calcareous nannofossils. Leg 17, D.S.D.P. *In* : E. L. WINTERER, J. I. EWING *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project, Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XVII : 695-795.

SCHLANGER, O. S., R. G. DOUGLAS, Y. LANCELOT, T. C. MOORE et P. H. ROTH, 1973. — Fossil preservation and diagenesis of pelagic carbonates from the Magellan rise, central north Pacific ocean. *In* : E. L. WINTERER, J. I. EWING *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XVII : 467-527.

SHACKLETON, N. J., et J. P. KENNETT, 1975*a*. — Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation : oxygen and carbon isotope analyses in DSDP sites 277, 279 and 281. *In* : J. P. KENNETT, R. E. HOUTZ *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XXIX : 743-755.

SHACKLETON, N. J., et J. P. KENNETT, 1975*b*. — Late Cenozoic oxygen and carbon isotopic changes at DSDP site 284 : implications for glacial history of the Northern hemisphere and Antarctica. *In* : J. P. KENNETT, R. E. HOUTZ *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XXIX : 801-807.

SIMPSON, G. G., 1944. — Tempo and mode in evolution. Columbia Univ. Press, New York. 237 p.

STOFFERS, P., E. T. DEGENS et E. S. TRIMONIS, 1978. — Stratigraphy and suggested ages of Black Sea sediments cored during Leg 42B. *In* : D. A. ROSS, Y. P. NEPROCHINOV *et al.*, Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. XLII (part 2) : 483-488.

TAKAHASHI, T., 1975. — Carbonate chemistry of sea water and the calcite compensation depth in the oceans. *In* : Dissolution of deep-sea carbonates. W. V. Sliter, A. W. H. Bé et W. H. Berger (Eds). *Spec. Publs Cushman Fdn Foram. Res.*, nº 13 : 11-26.

TAPPAN, H., 1971. — Microplankton, ecological succession and evolution. Proc. North Amer. Paleontol. Convention, sept. 1969, part H : 1058-1103.

TAPPAN, H., et A. R. LOEBLICH Jr, 1973. — Evolution of the oceanic plankton. *Earth Sci. Rev.*, **9** : 207-240.

THIERSTEIN, H. R., 1981. — Late Cretaceous nannoplankton and the change at the Cretaceous — Tertiary boundary. *In* : The Deep Sea Drilling Project : a decade of progress. *Spec. Publs Soc. econ. Palaeont. Miner., Tulsa*, nº 32 : 355-394.

THIERSTEIN, H. R., et W. H. BERGER, 1978. — Injection events in ocean history. *Nature*, **276** : 461-466.

VAIL, P. R., R. M. MITCHUM Jr et S. THOMSON, 1978. — Seismic stratigraphy and global changes of sea level, part 4 : global cycles of relative changes of sea level. *In* : Seismic stratigraphy — Applications to hydrocarbon exploration. C. E. Payton (Ed.). *Mem. Assoc. Petrol. Geol.*, **26** : 83-97.

VAN ANDEL, T. H., 1975. — Mesozoic/Cenozoic calcite compensation depth and the global distribution of calcareous sediments. *Earth Planetary Sci. Letters*, nº 26 : 187-194.

VAN ANDEL, T. H., G. R. HEATH et T. C. MOORE Jr, 1975. — Cenozoic history and paleooceanography of the central equatorial Pacific ocean. *Mem. geol. Soc. Am.*, **143** (1 vol) : 134 p.

WINTERER, E. L., *et al.*, 1971. — Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. Washington (U.S. Gov. Print. Office). Vol. VII (part 1 et 2) : 1-1757.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, nº 2 : 129-151.

Intérêt des coupes d'Agadir-Port pour l'étude du Pléistocène supérieur marin du Maroc

par P. Brébion, C. T. Hoang et A. Weisrock

Résumé. — Au port d'Agadir, on observe deux plages marines fossiles étagées à + 20 m et à + 8 m, correspondant respectivement au Harounien et à l'Ouljien de la chronologie classique du Maroc atlantique. Chacune s'est déposée en deux phases : une phase transgressive responsable de la morphologie héritée (falaise morte et plate-forme d'abrasion corrélative), puis une phase régressive qui remanie partiellement les dépôts antérieurs. Ces deux phases se situent respectivement : pour le Harounien, autour de 260 000 ans BP (et non autour de 145 000 ans comme il était admis), pour l'Ouljien, entre 105 000 et 75 000 ans BP. La grande richesse des récoltes permet en outre de distinguer la faune harounienne, plus banale, de la faune ouljienne nettement plus chaude.

Abstract. — At Agadir-Port, two fossil raised beaches at + 20 m and + 8 m have been distinguished. They respectively correspond to the Harounian and Ouljian stages of the Moroccan Atlantic littoral. Each of these deposits was formed during trangressions of the sea, which gave rise to the present-day morphology of dead cliffs and marine abrasion platforms, and then was partly reworked during the ensuing regression. The Harounian stage is dated at about 260,000 yr BP (rather than 145,000 yr BP as previously determined). The age of the Ouljian stage is determined at between 105,000 yr and 75,000 yr BP. Analyses of the very abundant fauna present in these littoral deposits also enable us to distinguish the Harounian stage from the Ouljian stage, the former being cooler and having a more banal fauna.

P. Brébion, *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
C. T. Hoang, *CNRS, Centre des Faibles Radioactivités, B.P. 1, 91190 Gif-sur-Yvette.*
A. Weisrock, *ERA 684 CNRS et Université du Maine, B.P. 535, 72017 Le Mans.*

Le Pléistocène supérieur marin du Maroc a d'abord été étudié et défini sur la côte atlantique de la Meseta, entre Safi et Rabat, et surtout à Casablanca. Trois étages y ont été reconnus, du plus ancien au plus récent : le Harounien, l'Ouljien et le Mellahien.

Le Harounien est un terme créé à Casablanca par P. Biberson (1961). La coupe-type a été choisie à la carrière de Sidi-Abderrahmane-Ancienne exploitation : le dépôt marin se trouve au pied d'une falaise morte à + 20 m ; il peut atteindre une puissance de 2 m et s'étale sur quelques dizaines de mètres à la surface de la plate-forme inclinée vers la côte actuelle. D'après P. Biberson, tant par son faciès que par sa faune, il est très semblable à l'horizon G2 de l'Anfatien. Aucune datation n'a été réalisée sur le matériel du site-type de Casablanca, mais divers gisements de Rabat et de Tanger pouvant correspondre au Harounien ont fourni des âges de 125 000 et 145 000 ans BP (C. E. Stearns et D. L. Thurber, 1965).

L'Ouljien, terme créé par M. Gigout (1949), désigne la pulsation transgressive du Quaternaire récent qui précède immédiatement la régression du dernier grand pluvial d'Afrique du Nord. Aucun site-type n'a été choisi, mais les formations marines décrites se tiennent au maximum entre + 6 et + 8 m. Pour ces auteurs, la faune est la même que celle du Harounien ; les datations effectuées par C. E. Stearns et D. L. Thurber ont donné des âges de 75 000 à 95 000 ans BP.

Le Mellahien, équivalent marocain de la transgression flandrienne, vers 5 000 ans BP (M. Gigout, 1952 et 1959 ; P. Biberson, 1958), n'a pas été retrouvé à Agadir jusqu'à présent (A. Weisrock, 1980 *b*) et est exclu de ce propos.

Il est particulièrement intéressant de comparer ces définitions aux observations tirées des coupes d'Agadir-Port. Ce site présente en effet des conditions d'étude très favorables :

— deux lignes de rivages s'y trouvent étagées — et non emboîtées — respectivement à + 20 m et entre + 2 et + 8 m ; les dépôts marins peuvent donc y être distingués sans aucune ambiguïté ;

— ces dépôts sont d'une richesse faunistique sans équivalent au Maroc ;

— différentes espèces sont suffisamment volumineuses et nombreuses pour fournir un matériau de choix aux analyses isotopiques.

I. LES COUPES DU PORT D'AGADIR

1. **Le cadre morpho-structural** (fig. 1)

Les coupes du port d'Agadir se situent exactement à la limite méridionale de la terminaison occidentale du Haut-Atlas, sur l'accident majeur que constitue la flexure sud-atlasique. C'est le rejeu récent de cette marge qui est à l'origine du séisme destructeur de 1960, mais il ne semble pas en revanche que la néotectonique active se traduise ici par un exhaussement très considérable des lignes de rivage par rapport aux autres secteurs du Maroc atlantique (A. Weisrock, 1980*a* et 1980*b*). Cependant, ces conditions font que les plages fossiles se trouvent nettement individualisées, selon un dispositif étagé.

Entre le port et la kasba d'Agadir (fig. 2 et 3a), sur une dénivellation de 200 m, on rencontre quatre niveaux de plages fossiles étagées. Les plages sont visibles dans les coupes des nouvelles routes, mais aussi dans les entailles des ravins. Du haut vers le bas, on a donc :

— vers + 200 m, des vestiges d'une plage « moghrébienne » (= Pliocène supérieur ?) ;

— autour de + 30/ + 55 m, bien visible le long de la route principale n° 8, une plage puissante et continue, que l'étude morphologique et faunistique fait dater du Maarifien (= Quaternaire moyen) ;

— à + 20 m, juste au-dessous du port, la route d'Anza tranche une plage dont P. Brébion (1976) a rangé la faune dans le Harounien ;

— au port même, et le long de la côte vers le nord, on suit une plage continue, entre + 2 et + 8 m d'altitude. C'est la plage « ouljienne ».

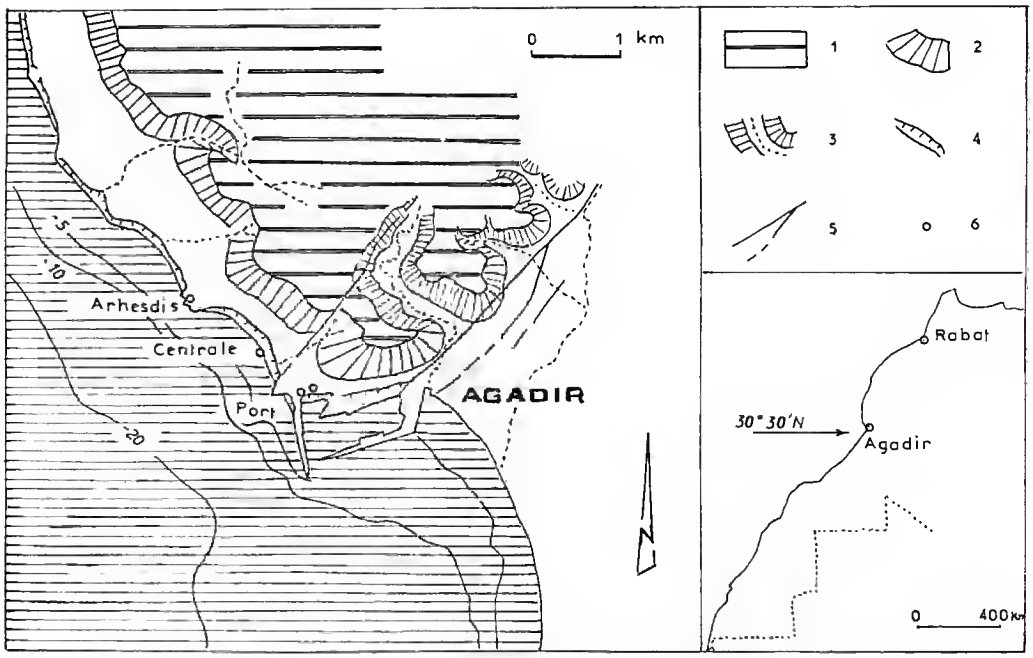


Fig. 1. — Carte de localisation. 1, plate-forme moghrébienne, à + 200 m ; 2, grande falaise morte ; 3, vallée encaissée ; 4, basse falaise ; 5, tracé des failles sud-atlasiques ; 6, sites des récoltes.

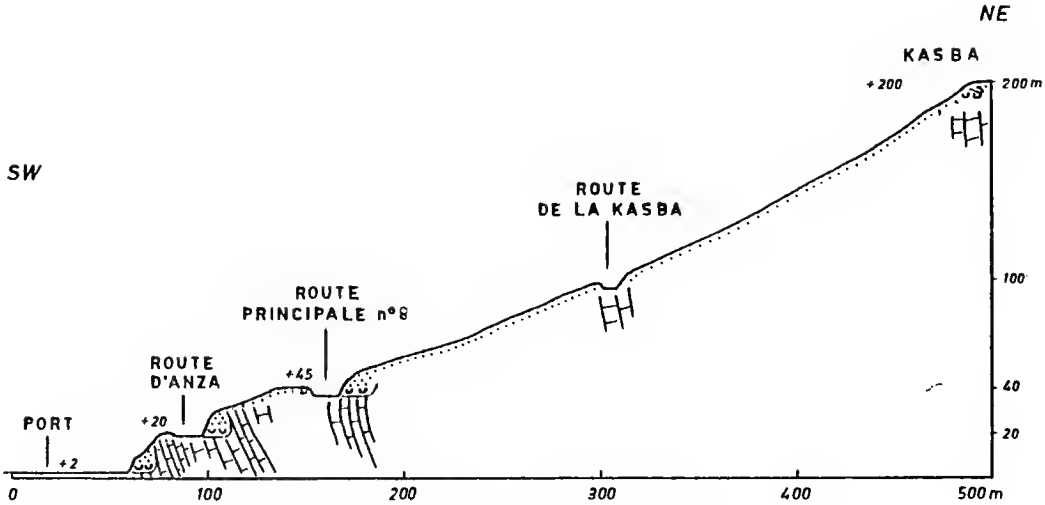


Fig. 2. — Les plages étagées d'Agadir.

2. **La coupe du niveau de + 20 m** (fig. 3b ; pl. I)

La coupe de la route d'Anza, au-dessus du port, permet de distinguer deux épisodes marins à peu près contemporains :

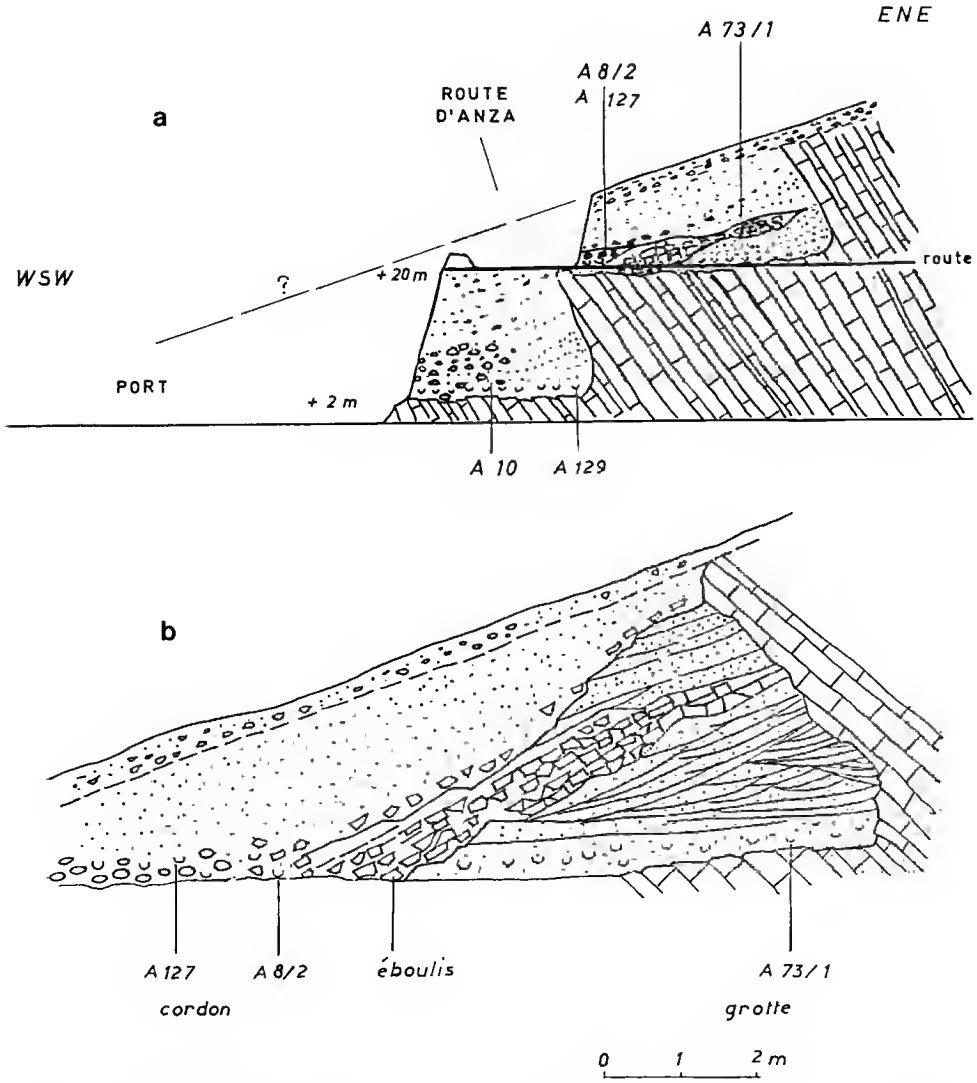


Fig. 3. — a : Croquis d'ensemble des deux plages fossiles de + 2 à + 8 m et de + 20 m au port d'Agadir. b : Détail de la coupe et des récoltes du niveau de 20 m au port d'Agadir. A 127, A 8/2, A 73/1 : échantillons datés.

a — Un remplissage de fond de grotte où l'on observe une plage à stratification subhorizontale, sableuse, à granules de quartz et de calcaire, à ciment légèrement rubéfié, avec une faune de petite taille. On y a récolté des échantillons de *Thais haemastoma*, analysés sous le n° A 73/1. Fossilisant cette plage et le fond de la grotte, un dépôt complexe associe une dune sableuse à stratifications obliques, un éboulis de gros blocs calcaires anguleux, issus de l'écroulement d'un pan de la falaise, puis une alternance de dépôts éoliens (sables coquilliers) et de colluvionnements calcaires rubéfiés.

b — A l'aval, au-delà du grand éboulis de la falaise et pris sous les colluvions, un cordon littoral ou grève marine composé de galets calcaires bien arrondis, mélangés aux débris d'une faune abondante de Bivalves et Gastéropodes de grande taille. Un exemplaire de *Thais haemastoma* provenant de ce dépôt a été analysé sous le n° A 8/2, ainsi qu'un *Charonia nodifera* (A 127/1) et deux *Yetus* (A 127/2 et A 127/3).

La stratigraphie de cette coupe est donc fort claire : un dépôt de fond de grotte (A 73/1) est fossilisé par un éboulement dont les blocs sont remaniés en cordon littoral (A 8/2, A 127/1-2-3) par l'océan resté pratiquement au même niveau.

Contrairement aux plages de + 30 / + 55 m et de + 2 / + 8 m, les vestiges de la plage de + 20 m sont rares. Ils ont ailleurs disparu sur le site d'Agadir, et n'ont été retrouvés le long de la côte de l'Atlas atlantique qu'en un petit nombre d'endroits (A. Weisrock, 1980*b*). La coupe du port n'en est que plus précieuse puisque c'est un des rares sites où les deux niveaux inférieurs (+ 20 m et + 2 m à + 8 m) peuvent être observés conjointement.

3. La coupe du bas-niveau (+ 2 à + 8 m) au port et dans ses environs immédiats (centrale thermique et phare d'Arhesdis)

Elle se suit sans difficulté du port vers le nord ; trois coupes ont été levées : au port même, à la centrale électrique et près du phare d'Arhesdis. Ces trois coupes (fig. 4) présentent la même disposition. Dans chacune on observe, de bas en haut :

— Le substratum de calcaires crétacés (Turonien) tranché par l'abrasion marine.

— La plage corrélative de ce stationnement marin, dont la composition granulométrique est fonction des conditions locales : grossière au port où il y avait une falaise, plus fine à Arhesdis où elle se trouve à l'extrémité sud de la baie d'Anza, et de granulométrie intermédiaire à la centrale. La conservation des coquilles et le nombre des espèces récoltées sont directement liés à ces conditions de dépôt : les récoltes vont en s'appauvrissant du nord vers le sud, mais un même fond commun subsiste avec notamment, dans tous les cas, *Thais haemastoma*. Les exemplaires de cette espèce ont été récoltés et analysés sous les numéros A 10 au port, (A 10/1 et A 10/2), A 11 à la centrale électrique, A 17 au phare d'Arhesdis. Trois autres exemplaires d'espèces différentes, *Ostrea* sp., *Mytilus* sp., *Yetus* sp., ont de plus été récoltés au port juste au pied de la falaise morte (fig. 4) et à 20 m environ des échantillons A 10. Ces trois coquilles sont analysées sous les numéros A 129 a, A 129 b/1, A 129 b/2. La plage est fossilisée par un dépôt sableux fin (médiane de 280 μ à Arhesdis) et au tri excellent (Hé de Cailleux = 0,38) ; épais (à Arhesdis), stratifié obliquement (à la centrale), ou non, et pouvant encore parfois contenir des coquilles entières (au port). Ce dépôt est celui d'une dune littorale liée au haut niveau marin.

— La dune, elle-même ravinée en discordance par un dépôt colluvial grossier rubéfié, très hétérométrique.

Là aussi, la disposition de ces différents dépôts est claire : ils appartiennent incontestablement tous les trois à un même épisode morphologique du façonnement de ce littoral. De plus, grâce à la coupe du port, on voit que ce stationnement est nettement postérieur à celui du dépôt de + 20 m.

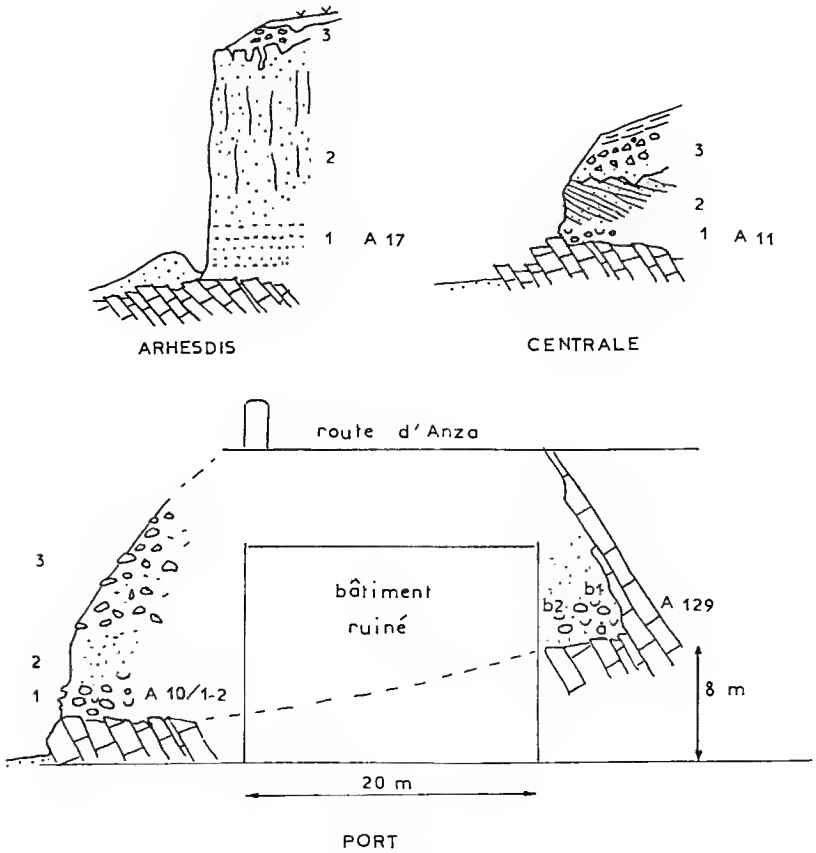


Fig. 4. — Coupes du bas-niveau à Agadir : Arhesdis, centrale, port (pour les localisations, se reporter à la figure 1). 1, plage ouljienne ; 2, dune ouljienne ; 3, colluvions post-ouljiennes. A 10, A 11, A 17, A 129 (a, b1, b2) : échantillons datés.

II. ÉTUDE BIO-STRATIGRAPHIQUE DES DEUX NIVEAUX

1. Historique des études paléontologiques

a — *Le Harounien*

Le Harounien a été défini à Casablanca dans la carrière de Sidi Abderrahmane, à proximité du champ de tir de Kef Haroun, d'où le nom de l'étage donné par P. Biberson en 1958. L'étude a été reprise par le même auteur dans son important ouvrage de 1961. Les dépôts marins culminent vers 20 m. On n'en connaît pas la faune, toutefois G. Lecointre (1963) pense que l'on peut attribuer à ce niveau les couches de base de la carrière du Palmier aux Roches Noires, décrite par lui-même en 1926 et 1952 et où il a récolté, vers 16 m, six espèces de Gastéropodes dont *Patella safiana* et *Thais haemastoma*.

L'étage est représenté également à Rabat. Dès 1947, G. Choubert et J. Marçais observent, près de l'hôpital de Marie Feuillet, à 18 m, une lumachelle à *Thais haemastoma*. En 1960, M. Gigout parle d'épisode de Khébibat et, en 1961, G. Choubert crée le Rabatien, synonyme de Harounien. On ignore malheureusement la faune de cet étage en dehors de l'espèce citée. Sans doute, un peu plus au sud, M. Gigout a-t-il récolté dans la « carrière avec fours à chaux », au nord-ouest de Douar Debarh, une douzaine de formes déterminées par G. Lecointre, mais ce gisement est ouljien, de même que divers autres dépôts de la région souvent attribués à tort au Rabatien.

Nous devons constater que si le Harounien-Rabatien est bien défini en tant que formation géologique dans le nord marocain, il est à peu près inconnu du point de vue paléontologique. Seule une espèce a été signalée dans des sites indiscutés. On peut ajouter hypothétiquement les cinq autres formes du Palmier dont les conditions de gisement sont insuffisamment connues.

b — *L'Ouljien*

L'Ouljien a été défini en 1949 par M. Gigout, sans localité-type. A Casablanca il existe de nombreux gisements de caractère récent. Ils affleurent à des altitudes variées mais sans doute surestimées dans certains cas (G. Lecointre, 1926 et 1952). Leur faune ne peut se distinguer de l'actuelle et il est probable que, au moins pour une partie d'entre eux, un âge post-ouljien est à envisager. Signalons en particulier à Kef Haroun, à proximité du Harounien, un dépôt très fossilifère mais de type également banal, décrit par R. Neuville et A. Ruhlmann en 1941.

On connaît cependant des sites d'âge bien établi. Le plus important, découvert récemment à Dar bou Azza au sud de Casablanca, a fourni vingt-cinq espèces. Retenons également le puits signalé en 1942 dans la plaine des Zenata par M. Antoine. De faciès voisin de Kef Haroun, il a malheureusement été fort peu étudié malgré sa richesse en coquilles (G. Lecointre, 1952). A Rabat, on peut indiquer avec certitude Kebibat (horizon C_2, mais sans doute pas E), Dar es Soltane, El Alou, Marie Feuillet (à ne pas confondre avec la lumachelle rabatienne qui affleure à une cote plus élevée) et Douar Debarh autrefois attribué au Rabatien. D'après les travaux des auteurs, on compte plus de trente espèces, mais

pour la plupart non retrouvées en collection (G. Lecointre, 1926 et 1952 ; R. Neuville et A. Ruhlmann, 1941 et 1942 ; M. Gigout, 1960).

Remarque. — Nous voyons la difficulté d'étudier ces deux étages dans le secteur nord du Maroc, précisément là où sont définis, en règle générale, les stratotypes du Quaternaire. Le Harounien-Rabatien est à peu près azoïque. L'Ouljien, plus riche, est très loin d'avoir fourni l'équivalent des gisements plus méridionaux, même si l'on pouvait dater de cette époque les dépôts incertains de la région de Casablanca. Remarquons que les deux localités les plus fossilifères n'offrent que de très petites coquilles dont l'intérêt est relatif. L'une, Kef Harum, avec quarante espèces demanderait à être confirmée dans son attribution stratigraphique ; l'autre, le puits des Zenata, n'est plus visible et le matériel recueilli, exceptionnellement abondant, n'a pas été conservé.

c — *Récoltes antérieures à Agadir*

En 1952, G. Lecointre signale vers 30 m un gisement très fossilifère aujourd'hui disparu mais très proche de notre Harounien de 20 m. Successivement G. Choubert, puis G. Lecointre avec R. Ambroggi et R. Bourgin y ont fait des récoltes. L'attribution à l'Anfatien n'était due qu'à l'altitude supposée du dépôt. Près du phare, signalons encore les abondantes récoltes de A. Renoul, déterminées par M. Gignoux (W. Kilian, 1917), de J. Bourcart (1927), déterminées par Ph. Dautzenberg, et de G. Choubert, déterminées par G. Lecointre (1952). Le rattachement au Harounien était également fondé sur l'altitude très surestimée du gisement, environ 15 m. Il s'agit de couches étudiées ici sous le nom d'Ouljien du phare d'Arhesdis. Nous avons déjà fait allusion dans des travaux précédents à ces modifications stratigraphiques apportées au site d'Agadir (Ph. Brébion, 1979 ; A. Weisbrock, 1980*b*).

2. Les faunes d'Agadir

Le tableau I rassemble les observations effectuées sur les récoltes des deux niveaux : celui de + 20 m, où l'on a distingué les récoltes du fond de la grotte de celles du cordon littoral fossilisé ; celui de + 2 à + 8 m, où l'on a distingué les récoltes des trois sites : port, centrale et phare. Pour chaque espèce, on a effectué un comptage des individus, qui parfois pullulent. Enfin, les espèces ayant une signification climatique nettement établie (soit tropicale, soit tempérée) sont indiquées.

Tableau I. — Gastéropodes et Scaphopodes du Pléistocène supérieur d'Agadir.
* Espèces signalées par G. Lecointre (1952) et non retrouvées.

Espèces	Nbre individus récoltés					Espèces tropicales	Espèces tempérées
	Harounien		Ouljien				
	Cordon	Grotte	Phare	Centrale	Port		
Dentalium sp.		27	20				
Patella intermedia Jeff.	135	25	92	6	8		
Patella aspera Lmk	2		3				×
Patella safiana Lmk	32		13		1	+	

Espèces	Nbre individus récoltés					Espèces tropicales	Espèces tempérées
	Harounien		Ouljien				
	Cordon	Grotte	Phare	Centrale	Port		
Haliotis tuberculata L.			*				
Diodora apertura (Mtg.)		32	28	1	1		×
Fissurella nubecula (L.)		15	9		1		
Gibbula (Tumulus) pennanti (Phil.)	4	200	86	6	1		×
Gibbula (Tumulus) umbilicalis (Da Costa)		1					×
Gibbula strigosa (Gm.)		2	2				×
Calliostoma zizyphinus conuloides (Lmk)	3	32	15	1			×
Calliostoma laugieri korki (Pall.)		13					
Clanculus kraussi (Phil.)	1	47	9			+	
Monodonta (Osilinus) lineata (Da Costa)	2	45	9	15	3		×
Monodonta (Osilinus) sagittifera (Lmk)	1					+	
Monodonta (Osilinus) sagittifera colubrina (Gould)	2						
Monodonta (Osilinus) turbinata (Born)			4				×
Astraea (Bolma) rugosa (L.)		2					×
Liotia coelata Adams		4	*			+	
Tricolia pulla (L.)		485	1				
Littorina (Melaraphe) neritoides (L.)		105	39				
Alvania (Massotia) lactea (Michd.)		6	9				×
Putilla (Pseudosetia) semistriata (Mtg.)		1					×
Turboella parva (Da Costa)		145					×
Barleeia sp.		280	1				
Tornus subcarinatus (Mtg.)		5					
Vermetus arenarius (L.)	4	20	6				×
Vermetus triqueter Biv.	1						×
Vermetus cristatus Biondi		4	10				×
Turritella conspersa Ad. et Reeve	3	210				+	
Mesalia mesal (Ad.) Desh.		135	340	25	64	+	
Mesalia (Mesaliopsis) brevialis (Lmk)		1				+	
Bittium lacteum (Phil.)		122	44				×
Bittium reticulatum (Da Costa)			2				
Seila trilineata (Phil.)		30	4				×
Cerithiopsis tubercularis (Mtg.)		11					
Cerithiopsis (Dizoniopsis) bilineata (Hörn)		1	2				×
Triphora perversa (L.)		58	16				
Solarium sp.			3				
Erato laevis Don.			2				×
Simnia (Neosimnia) spelta (L.)		1	2				
Trivia monacha (Da Costa)		26	40	1			×
Cypraea sp.		*	1				
Melanella polita (L.)		1	4				
Natica fanel (Ad.) Recl.		2	2	1	1	+	
Natica vittata Gm.		55	75	2		+	
Euspira fulminea (Gm.)	1	1	7			+	
Cirsotrema (Gyroscala) communata (Mrst.)		3					
Scala (Fuscoscala) lenuicosta (Mchd.)		3					×
Opalia (Dentiscala) crenata (L.)		1	2		1		
Calyptraea chinensis (L.)		5	*				

Espèces	Nbre individus récoltés					Espèces tropicales	Espèces tempérées
	Harounien		Ouljien				
	Cordon	Grotte	Phare	Centrale	Port		
Crepidula porcellana Lmk		48	14			+	
Xenophora sp.			*				
Charonia nodifera (Lmk)	6		1				
Cymatium (Cabestana) doliarium (L.)			26		6		
Cymatium (Cabestana) cataceum (L.)			3				
Cymatium (Monoplex) costatum (Born.)			5			+	
Cymatium (Lampusia) corrugatum (Lmk)	14		1				×
Semicassis saburon (Brug.)	1		4	1		+	
Semicassis undulata (Gm.)					1	+	
Bursa (Bufonariella) scrobiculata (L.)			1			+	
Thais (Stramonita) haemastoma (L.)	43	18	190	17	46	+	
Nucella (Acanthina) plessisi (Lec.)	7	8	2				
Truncularioposis trunculus (L.)	3	3					×
Tritonalia erinacea (L.)	12	25	65		3		×
Tritonalia edwardsi (Payr.)		11					×
Tritonalia miscowitchi (Pall.)		6					
Columbella rustica (L.)	98	19	25				
Mitrella broderipi (Sow.)		71	9				
Mitrella hidalgoi (Mrst.)		49					
Anachis sp.		10	11			+	
Dorsanum miran (Ad.) Brug.	1	64	2			+	
Pisania orbignyi (Payr.)	4	28	2				
Cantharus viverratus (Kien.)		4	15	1		+	
Donovania pellisphocae Reeve	1	35	59				
Donovania devorata (Mrst.)		26	15				
Donovania procerula (Mrst.)		12	6				×
Arcularia gibbosula (L.)		5	27	2	2		×
Hinia reticulata (L.)	1	200	80				×
Hinia (Tritonella) incrassata (Mull.)	4	265	205	1			×
Hinia (Tritonella) vaucheri (Pall.)		2	2				
Hinia (Telasco) ferussaci (Payr.)	1	59					×
Hinia (Amycline) granum (Lmk)			1				×
Desmoulea pinguis A. Adams		2	1			+	
Fusus (Sinistralia) maroccanus (Ch.)			1			+	
Cancellaria (Bivetiella) cancellata (L.)		2	24				
Narona (Solatia) piscatoria (Gm.)		17	14			+	
Mitraria cornicula (L.)		50	6				
Yetus cucumis (Roed.)	32	6	4		7	+	
Marginella glabella (L.)	1	1	3			+	
Gibberula oryza (Lmk)		62	134				
Gibberula epigrus (Reeve)	1	415	182		10	+	
Hyalina (Volvarina) ambigua (Bav.)		7	14			+	
Persicula sp.	2	26	4			+	
Hastula sp.		3				+	
Conus (Chelyconus) mediterraneus (Brug.)		164					
Conus sp.		1					
Clavatula rubrifasciata Reeve		48	20			+	
Mangelia (Cytharella) costata (Don.)		22			14		

Espèces	Nbre individus récoltés					Espèces tropicales	Espèces tempérées
	Harounien		Ouljien				
	Cordon	Grotte	Phare	Centrale	Port		
Raphitoma (Philbertia) purpurea (Mtg.)		1					
Raphitoma (Philbertia) cordieri (Payr.)		1					×
Bela laevigata (Phil.)			17				×
Haedropleura septangularis (Mtg.)			1				×
Mitromorpha (Mitrolumna) olivoidea (Cant.)			1				×
Turbonilla sp.		20	2				
Odostomia sp.		16	3				
Retusa truncatula (Brug.)		5					
Ringicula (Ringiculina) conformis Mrst.			1				
Siphonaria grisea (Gm.)	2	44	66	1	1	+	
Gadinia garnoti (Payr.)		1	3				×

a — *Extrême richesse des récoltes*

Pour le niveau de + 20 m, on a dénombré 93 espèces (85 dans la seule grotte). C'est de loin un record pour tout ce qui a été observé à ce niveau au Maroc, et c'est pourquoi cette seule remarque justifierait de choisir le site d'Agadir-Port comme site-type du Harounien.

De même, pour l'Ouljien, le site du phare d'Arhesdis, avec 83 espèces, est le plus riche du Quaternaire marocain. Les bonnes conditions de conservation expliquent la richesse de la récolte.

On peut remarquer que la faune traduit des associations de milieux très variés, du circalittoral (très peu répandu) au supralittoral, avec des fonds tantôt rocheux (c'est le cas le plus fréquent), tantôt meubles (sableux et vaseux). Chaque récolte est en fait une accumulation sédimentologique de coquilles provenant de plusieurs biotopes.

b — *Différences faunistiques entre Harounien et Ouljien*

Avec la grande richesse des faunes, des distinctions deviennent possibles entre Harounien et Ouljien :

Absence ou rareté au Harounien des espèces chaudes anfatiennes qui réapparaissent à l'Ouljien : Trois formes chaudes se trouvent dans l'Ouljien et non dans le Harounien : *Bursa scrobiculata, Cymatium costatum, Fusus maroccanus.* D'autres formes chaudes, fréquentes dans l'Ouljien, sont rares dans le Harounien : *Semicassis saburon, Cantharus viverratus.* Cette première différence donne à l'Ouljien une tonalité d'ensemble nettement plus chaude qu'au Harounien.

Absence ou rareté au Harounien d'espèces sans signification stratigraphique particulière, qui abondent à l'Ouljien : C'est le cas de *Cymatium doliarium* et *Cymatium cutaceum* (absentes au Harounien), de *Arcularia gibbosula* et *Cancellaria cancellata* (rares au Harounien), et de

Mesalia mesal (moins fréquente au Harounien). Inversement, ces espèces sont parmi celles qui caractérisent le mieux les dépôts de l'Ouljien. Comme au total le Harounien est pourtant plus riche, en espèces comme en individus, que l'Ouljien, l'absence ou la rareté desdites formes est d'autant plus significative. Aujourd'hui, ces coquilles vivent généralement en Méditerranée mais, à l'exception de *A. gibbosula*, dépassent, parfois largement, vers le sud et vers le nord, les limites de cette mer, notamment *C. cancellata* répandue dans la province guinéenne. Seule, *M. mesal* est localisée dans la zone extrême occidentale de la Méditerranée ; de caractère tropical atténué elle s'étend de l'Afrique occidentale au Portugal.

Abondance dans le Harounien de coquilles à peu près absentes dans l'Ouljien, au moins localement : Ces espèces « harouniennes » ne semblent pas avoir une grande signification biostratigraphique ; ce sont : *Tricolia pulla*, *Turboella parva*, *Turritella conspersa*, *Conus mediterraneus*, *Barleeia* sp., *Dorsanum miran*. Leur intérêt paraît beaucoup plus local que stratigraphique. Aucune ne peut caractériser le Harounien en général car, ailleurs, elles peuvent être rares ou absentes dans cet étage et abondantes dans un autre.

En dépit de sa richesse, le Harounien d'Agadir ne peut donc guère se définir que négativement par rapport à l'Ouljien, car sa faune est plus « banale ».

c — *Le rôle des conditions sédimentologiques de dépôt*

Au sein de chaque niveau, harounien et ouljien, il y a des différences de faciès très sensibles, qui sont d'ordre sédimentologique : faciès fin du fond de la grotte, faciès grossier du cordon littoral dans le Harounien ; différences de même nature sur une même verticale dans l'Ouljien du port. Il en résulte d'énormes variations de taille et de nombre pour les coquilles, mais, si l'on tient compte de la présence simultanée dans chaque niveau de faciès fin et grossier et, également, de la grande richesse des faunes, on comprendra que les pourcentages calculés des différentes espèces sont relativement représentatifs de la composition d'origine. La comparaison des deux étages, à partir de l'ensemble des récoltes effectuées dans chacun d'eux, est donc possible sans risque d'erreur grave.

Les conditions sédimentologiques jouent certainement davantage lorsqu'on se trouve en présence d'un dépôt plus homogène. C'est probablement le cas des dépôts du cap Rhir, à faunes exclusivement de fond rocheux et battu par les houles, qui ont de ce fait un caractère anormalement frais (A. Weisbrock, 1980*b*).

d — *Comparaison des faunes d'Agadir à celles connues plus au nord*

Pour le Harounien, on a vu l'extrême pauvreté des gisements du nord, où n'est répertoriée avec certitude que *Thais haemastoma*. La comparaison ne peut guère se faire qu'avec deux sites bien fossilifères du cap Rhir, où on a récolté une quarantaine d'espèces. De prime abord, on constate une grande différence climatique marquée par la rareté des formes méridionales. En fait, on doit tenir compte de la réserve exprimée ci-dessus : la faune est de type exclusivement côtier et rocheux, et son aspect très tempéré sans doute en partie illusoire.

Pour l'Ouljien, il y a davantage de localités riches en fossiles. On observe facilement l'appauvrissement progressif des influences tropicales en remontant le long du littoral jusqu'à Rabat. Dans la région d'Agadir, on observe la présence de cinq espèces tropicales qui n'ont jamais été récoltées au nord du cap Rhir : *Turritella conspersa*, *Anachis* sp., *Cantharus viverratus*, *Persicula* sp., *Hastula* sp. Ces espèces sont d'ailleurs présentes à Agadir

dans les deux étages, sauf *Hastula* sp., forme rarissime trouvée seulement dans le Harounien. Il faut noter cependant que *Cantharus viverratus* est abondante dans l'Eutyrrhénien (= Ouljien) de la Méditerranée, avec une interruption de 500 km de son aire de répartition. Enfin, la coquille ouljienne *Fusus maroccanus* remonte un peu plus au nord, jusqu'au cap Sim.

La limite du cap Rhir, qui semble très marquée au Harounien, est quelque peu transgressée vers le nord à l'Ouljien : l'aire de répartition des coquilles sénégalaises s'étend alors vers le nord, mais de manière limitée.

III. DATATIONS ^{230}Th ET ^{231}Pa DES DEUX NIVEAUX

Les seules datations ^{230}Th/^{234}U des étages harounien et ouljien publiées à ce jour sont celles de C. E. Stearns et D. L. Thurber (1965, 1967), puis de C. T. Hoang *et al.* (1978). Les résultats obtenus montrent une grande dispersion des âges, qui s'échelonnent entre 150 000 et 40 000 ans BP. Cette dispersion est probablement due à l'utilisation des coquilles de Bivalves et Gastéropodes, matériaux beaucoup moins fiables que les Coraux pour les datations ^{230}Th/^{234}U (A. Kaufman *et al.*, 1971). Cependant, à défaut de Coraux, on ne peut qu'utiliser des coquilles de Mollusques, qui doivent alors remplir certains critères de validité : absence de recristallisation, concentrations raisonnables en U et Th, absence de ^{232}Th ou rapport ^{230}Th/^{232}Th élevé... Mais les meilleurs critères sont fournis d'une part par l'utilisation simultanée sur les mêmes échantillons de deux méthodes indépendantes (^{230}Th/^{234}U et ^{231}Pa/^{235}U) donnant des résultats concordants, et d'autre part par la cohérence de ces résultats avec les observations stratigraphiques (M. Sakanoue *et al.*, 1967 ; T. L. Ku, 1968, 1976 ; B. J. Szabo, 1979).

1. Procédures analytiques

Les échantillons sont grattés à la fraise de dentiste, soumis à l'action de l'ultrason, puis séchés à 100°C durant une nuit avant d'être réduits en poudre. Chaque analyse requiert 20 à 30 g de poudre, et, dans la mesure du possible, on n'a utilisé qu'un seul individu par échantillon, sauf pour A 10/2, A 11, A 17 et A 73/1, où il a fallu deux à trois *Thais*.

Le traitement radiochimique employé est essentiellement dérivé de la technique de T. L. Ku (1966). Il consiste à dissoudre complètement les échantillons analysés. Des traceurs radioactifs ^{232}U—^{228}Th en équilibre radioactif et ^{233}Pa sont ajoutés dès le début du traitement pour déterminer le rendement chimique de chaque isotope étudié. Après la séparation et la purification de l'uranium, du thorium et du protactinium, leurs activités sont déterminées par spectrométrie alpha utilisant des détecteurs semi-conducteurs à barrière de surface. La teneur en calcite des échantillons est déterminée par diffractométrie X.

2. Discussion des résultats obtenus

Les résultats des analyses sont présentés dans le tableau II. Les erreurs proviennent de l'erreur statistique de comptage de 1 δ, des erreurs sur le rapport d'équilibre ^{228}Th/^{232}U et de celles sur les concentrations des traceurs utilisés.

TABLEAU II. — Résultats d'analyse et âges calculés des Mollusques des terrasses « ouljiennes » et « harounienne » de la région d'Agadir.

Niveau	ECH.	NATURE	CALCITE %	U p.p.m	Th p.p.m	$\frac{^{230}Th}{^{232}Th}$ (a)	$\frac{^{234}U}{^{238}U}$ (a)	$\frac{^{230}Th}{^{234}U}$ (a)	$\frac{^{231}Pa}{^{235}U}$ (a)	Age ^{230}Th (b) 10^3ans	Age ^{231}Pa (c) 10^3ans
	Actuel	*Thais*	50	0.015 ± 0.0016			1.21 ± 0.17				
OULJIEN	A-10/1	*idem*	10	2.62 ± 0.05	N.M. (d)		1.19 ± 0.02	0.49 ± 0.01	N.D. (e)	72 ± 2	
	A-17	*idem*	10	1.89 ± 0.04	0.015 ± 0.004	221 ± 57	1.14 ± 0.02	0.51 ± 0.01	0.80 ± 0.03	76 ± 2	80 ± 8
	A-129b/2	*Yetus*	Traces	2.140 ± 0.045	N.M. (d)		1.18 ± 0.01	0.504 ± 0.017	0.77 ± 0.02	75 ± 4	73 ± 4
	Moyenne*							0.50 ± 0.01	0.785 ± 0.02	74 ± 2	76 ± 5
	A-10/2	*Thais*	9	2.70 ± 0.05	N.M. (d)		1.21 ± 0.02	0.60 ± 0.02	0.90 ± 0.03	98 ± 5	114^{+18}_{-13}
	A-11	*idem*	35	2.84 ± 0.08	N.M. (d)		1.41 ± 0.03	0.59 ± 0.03	0.86 ± 0.03	92 ± 5	97^{+12}_{-9}
	A-129a	*Ostrea*	Calcite	0.160 ± 0.006	N.M. (d)		1.22 ± 0.05	0.628 ± 0.028	0.91 ± 0.05	103 ± 9	119^{+40}_{-22}
	A-129b/1	*Mytilus*	Traces	0.694 ± 0.011	N.M. (d)		1.21 ± 0.02	0.65 ± 0.02	0.88 ± 0.06	109 ± 6	105^{+34}_{-20}
	Moyenne*							0.62 ± 0.03	0.89 ± 0.02	100 ± 8	109 ±10
HAROUNIEN	A-73/1	*Thais*	50	2.34 ± 0.05	N.M. (d)		1.51 ± 0.02	1.01 ± 0.03	1.00 ± 0.04	275^{+35}_{-30}	>159
	A-8/2	*idem*	30	3.24 ± 0.07	N.M. (d)		1.27 ± 0.02	0.94 ± 0.03	0.99 ± 0.05	240^{+30}_{-25}	>139
	A-127/1	*Charonia nodifera*	Traces	2.70 ± 0.05	N.M. (d)		1.27 ± 0.01	0.968 ± 0.033	1.08 ± 0.04	265^{+45}_{-30}	N.A. (f)
	Moyenne*							0.97 ± 0.03	1.02 ± 0.05	260 ±18	>174
	A-127/2	*Yetus*	0	5.86 ± 0.10	N.M. (d)		1.19 ± 0.01	0.846 ± 0.026	1.13 ± 0.03	185 ±15	N.A. (f)
	A-127/3	*Yetus*	0	6.73 ± 0.11	N.M. (d)		1.19 ± 0.02	0.838 ± 0.026	1.20 ± 0.08	180^{+17}_{-13}	N.A. (f)

(a) Rapport des activités. (b) Age calculé en utilisant les périodes du ^{230}Th et de ^{234}U respectivement égales à 75 200 ans et 248 000 ans .(c) Age calculé en utilisant la période du ^{231}Pa égale à 34 300 ans. (d) N.M. = non mesurable. (e) N.D. = non déterminé. (f) N.A. = non applicable.

* L'erreur sur la moyenne est l'écart-type S défini par :

$$S = \sqrt{\frac{\Sigma\,(x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

où $\bar{x}$ est la moyenne arithmétique des n nombres $x_1, x_2 \ldots, x_n$.

a — *Minéralogie : le problème de la recristallisation*

Les échantillons de *Thais* fossiles ont une teneur en calcite variable, de 10 à 50 %. Un *Thais* actuel, provenant de la même région, a une teneur de 50 %. Les *Thais* sont certainement plus ou moins recristallisés mais on constate par ailleurs que leurs âges, donnés

par deux méthodes différentes, sont tout de même concordants. Ce critère de la teneur en calcite ne semble donc pas décisif pour éliminer tel ou tel échantillon.

Par ailleurs, un échantillon d'*Ostraea* (A 129/a) est originellement calcitique (100 % de calcite). Le reste des échantillons est presque entièrement aragonitique et devrait être plus fiable, ce qui n'est pas évident au vu des résultats.

b — *Concentration en uranium et thorium*

Pour le *Thais* actuel, la concentration en uranium est très faible : 0, 015 ± 0, 016 p.p.m. Pour les échantillons fossiles, elle est de l'ordre de 2 à 3 p.p.m., sauf pour A 129/a (*Ostraea*), A 129/b-1 (*Mytilus*), A 127/2 (*Yetus*) et A 127/3 (*Yetus*) où elle est respectivement de 0,2, 0,7, 6,0 et 6,7 p.p.m. La teneur en uranium est donc de 10 à 100 fois plus forte dans les échantillons fossiles que dans l'échantillon actuel. Ceci indique que l'uranium du milieu environnant est incorporé dans les coquilles après la mort des Mollusques. On ne sait pas si l'uranium est incorporé tout au long de l'histoire du fossile ; mais si cette incorporation n'a lieu que durant une courte période (1 000 à 2 000 ans), l'âge calculé du fossile ne s'en trouve pas sensiblement modifié.

Aucune activité de ^{230}Th, ni de ^{231}Pa n'est mesurable dans le *Thais* actuel. Hormis pour A 17 (concentration en Th de 0,015 p.p.m. et rapport ^{230}Th/^{232}Th > 200), il n'y a pas de ^{232}Th dans les échantillons étudiés. Ceci indique qu'il n'y a pas eu d'introduction de ^{230}Th en provenance du milieu environnant dans ces coquilles, et la concordance des âges ^{230}Th et ^{231}Pa permet de penser que les échantillons sont restés des systèmes chimiquement clos vis-à-vis du thorium, à l'exception de A 127/2 et A 127/3.

Les rapports ^{234}U/^{238}U des échantillons sont toujours de l'ordre de 1,20, très voisins de celui du *Thais* actuel (1,21 ± 0,17), sauf pour A 11 et A 73/1 (respectivement 1,41 et 1,51) qui présentent des valeurs élevées. Mais les âges calculés de ces échantillons sont en bonne concordance ; s'ils ont incorporé récemment l'uranium en excédent — et de l'uranium seulement — ses descendants n'ont pas encore eu le temps de se produire, ce qui montre que leurs systèmes sont restés fermés respectivement depuis au moins 90 000 et 160 000 ans. Dans le cas de ces deux échantillons, l'utilisation des deux méthodes est donc particulièrement précieuse.

c — *Validité des résultats obtenus*

Pour ce qui est des échantillons de l'Ouljien, les âges ^{230}Th et ^{231}Pa obtenus sont en bonne concordance, compte tenu des erreurs. Le très bon accord entre les âges des échantillons A 11, A 17, A 129/b-1 et A 129/b-2 montre que ces échantillons sont restés en système fermé pour l'uranium et ses descendants. Pour les échantillons A 10/2 et A 129/a, cet accord est moins bon, mais tout de même encore acceptable compte tenu des erreurs. Le raisonnement ultérieur pourra donc se fonder sur ces six datations.

En ce qui concerne les échantillons du Harounien, A 73/1 et A 8/2 présentent un rapport ^{231}Pa/^{235}U égal à 1, ce qui veut dire que ces échantillons sont trop anciens pour être datés par la méthode ^{231}Pa : on ne peut calculer que la limite inférieure de leur âge ^{231}Pa. Les trois autres échantillons A 127/1, A 127/2 et A 127/3 ont un rapport ^{231}Pa/^{235}U > 1 : la méthode de datation ^{231}Pa ne leur est donc pas applicable, ces échantillons ayant sans doute incorporé du ^{231}Pa au cours de leur fossilisation. Il est à noter aussi que les échantillons A 127/2 et A 127/3 ont une teneur très élevée en uranium (5,8 et 6,7 p.p.m.), ce qui fait baisser sensi-

blement les valeurs du rapport $^{230}Th/^{234}U$, et par conséquent leurs âges ^{230}Th, par rapport aux trois autres échantillons du même site. Pour ces deux échantillons A 127/2 et A 127/3, malgré l'absence de calcite — donc de recristallisation — et l'absence de ^{232}Th, qui pouvaient être de bons critères, malgré aussi le bon accord des âges obtenus (185 ± 15 et 180 $^{+17}_{-13}$ Ka), il est donc difficile d'accepter les résultats. Quant à l'échantillon A 127/1, malgré la valeur un peu élevée du rapport $^{231}Pa/^{235}U$ (1,08 ± 0,04), la concordance — aux erreurs près — du rapport $^{230}Th/^{234}U$ (de l'ordre de 0,97) avec ceux des échantillons A 73/1 et A 8/2, de même que les valeurs raisonnables des autres données radiochimiques incitent à ne pas l'écarter. On retiendra donc pour le Harounien les trois dates des échantillons A 73/1, A 8/2 et A 127/1.

3. Datation du niveau de + 20 m

Sur les trois datations retenues, l'une (A 73/1 : 275 $^{+35}_{-30}$ Ka BP) [1] concerne la grotte du pied de falaise morte, les deux autres (A 8/2 : 240 $^{+30}_{-25}$ Ka BP ; A 127/1 : 265 $^{+45}_{-30}$ Ka BP) concernent le cordon littoral situé juste à l'avant de cette grotte.

Le dépôt de la grotte serait très légèrement plus ancien, ce qui est logique, mais il n'y a pas de différence sensible — aux erreurs près — entre le dépôt de la grotte et celui du cordon, qui ont dû être simultanés ou immédiatement contemporains.

L'âge moyen ^{230}Th du dépôt harounien est de 260 000 ± 18 000 ans. Quant à son âge ^{231}Pa, on ne peut calculer que sa limite inférieure, donnée par la limite inférieure du rapport $^{231}Pa/^{235}U$ moyen (1,02 ± 0,05), soit > 174 000 ans. La date de 260 000 ans BP correspond notamment au stade 8 de la courbe isotopique de l'oxygène des Foraminifères (C. Emiliani et N. J. Shackleton, 1974).

Toujours est-il que le Harounien ne saurait se placer vers 145 000 ans et qu'il est nettement plus ancien.

4. Datation du niveau ouljien

Sept datations ont été effectuées, et retenues, sur ce niveau ; cinq d'entre elles proviennent du même site du port.

Du point de vue isotopique, on trouve deux groupes au sein de ces résultats concernant l'Ouljien (tabl. 11) :

— un groupe dont le rapport $^{230}Th/^{234}U$ est en moyenne de 0,5, ce qui donne un âge de l'ordre de 74 ± 2 Ka, et dont le rapport $^{231}Pa/^{235}U$ est en moyenne de 0,785, ce qui correspond à un âge de 76 ± 5 Ka ;

— un groupe dont le rapport $^{230}Th/^{234}U$ est en moyenne de 0,62, ce qui donne un âge de l'ordre de 100 ± 8 Ka et dont le rapport $^{231}Pa/^{235}U$ est en moyenne de 0,89, ce qui correspond à un âge de 109 ± 10 Ka.

1. 1 Ka = 1 000 ans.

Les échantillons du premier groupe sont : A 10/1, coquille de *Thais* du port (72 Ka), A 17, coquille de *Thais* du phare (76 Ka et 80 Ka), A 129 b/2, coquille de *Yetus* du port (75 Ka et 73 Ka).

Les échantillons du deuxième groupe sont : A 10/2, coquille de *Thais* du port (96 Ka et 114 Ka), A 11, coquille de *Thais* de la centrale (92 Ka et 97 Ka), A 129 a, coquille d'*Ostraea* du port (103 Ka et 119 Ka), A 129 b/1, coquille de *Mytilus* du port (109 Ka et 105 Ka).

On peut faire les observations suivantes :

1) La distinction en deux groupes isotopiques ne correspond pas à une distinction de site, pas plus qu'à la position des coquilles dans le même site. Des cinq coquilles recueillies sur le site du port, deux sont dans le premier groupe, trois dans le second. Au port, la récolte A 10/1-A 10/2 se situe à une vingtaine de mètres de distance de la récolte A 129 a-b/1-b/2, qui se situe juste au pied de falaise ; on aurait pu penser que les coquilles du pied de falaise auraient toutes eu un âge ancien (105 Ka) et que les autres auraient eu un âge voisin de 75 Ka. Cela n'est pas vérifié pour A 10/2 (96 à 114 Ka) — et on ne peut en donner aucune explication — ni pour A 129 b/2.

2) Le genre utilisé pour l'analyse ne semble pas avoir d'influence.

3) Dans le cas de l'Ouljien, on voit qu'un même ensemble sédimentaire peut contenir des fossiles appartenant à deux groupes d'âges voisins mais bien distincts. La plage ouljienne se serait donc déposée en deux phases à Agadir : la première, à 105 Ka, a façonné l'essentiel de la falaise morte ouljienne et de la plate-forme dans sa partie supérieure à + 6, + 8 m ; la seconde, vers 75 Ka, a pratiquement retrouvé le dispositif antérieur, a remanié les premiers dépôts et en a laissé de nouveaux légèrement plus bas.

4) Les deux âges moyens (105 000 ans BP et 75 000 ans BP) trouvés à Agadir pour l'Ouljien correspondent aux âges déjà bien connus des terrasses marines des Barbades I et II (K. J. Mesolella *et al.*, 1969) ; celui de 75 000 ans BP est aussi celui du « complexe IV » des récifs de Nouvelle Guinée (H. H. Veeh et J. Chappell, 1970) et confirme les deux premières datations obtenues à Agadir par C. E. Stearns et D. L. Thurber (1965, 1967).

Conclusions

A Agadir, le maximum de la transgression harounienne est atteint vers 260 000 ans BP. Une falaise morte dont le pied est percé de grottes s'élabore au-dessus d'une plate-forme d'abrasion située aujourd'hui à + 20 m.

La transgression ouljienne façonne une morphologie littorale identique en contrebas : pied de falaise morte à + 8 m, atteint vers 105 000 ans BP. Sur la plate-forme d'abrasion correspondante, située aujourd'hui entre + 2 et + 6 m, on trouve des dépôts ouljiens qui datent de 75 000 ans BP.

Le niveau marin de 145 000 ans BP, retrouvé par ailleurs au Maroc atlantique (C. E. Stearns et D. L. Thurber, 1965, 1967), n'a pas laissé de trace à Agadir. Il ne pourrait s'agir que d'un Ouljien précoce et non du Harounien bien plus ancien. Les faunes extrêmement riches du site d'Agadir permettent d'établir une distinction supplémentaire entre Harounien et Ouljien : la faune harounienne est dépourvue de la plupart des éléments tropicaux qui sont caractéristiques de l'Ouljien.

Toujours d'un point de vue faunistique, on observe à Agadir, en un même point, deux terrasses marines bien caractérisées, avec deux faunes extrêmement riches et bien définies. L'attribution de la plus récente à l'Ouljien ne pose pas de problème. La seconde mérite d'être examinée de plus près car il n'est pas possible de la dater directement par comparaison avec le Harounien (ou le Rabatien) de Casablanca-Rabat où cet étage n'est pas fossilifère. La faune du niveau de 20 m à Agadir est intermédiaire entre celles de l'Anfatien et de l'Ouljien ; si elle est datée du Harounien, c'est par analogie avec le niveau de 20 m du nord marocain qui, d'après ses conditions de gisement, se situe également entre ces deux étages.

La seconde difficulté tient à ce que l'on date habituellement (G. Beaudet, 1971) le Harounien-Rabatien de 145 000 ans BP, ce qui est en contradiction avec l'âge du dépôt d'Agadir, évalué à environ 260 000 ans BP. Mais on peut contester la première datation basée sur des coquilles récoltées à Rabat et Tanger. Dans ce secteur nord, l'Ouljien est bien représenté, alors que le Harounien est rare et peu fossilifère : on observe très rarement les deux plages simultanément, et on a souvent attribué au Harounien des dépôts qui sont ouljiens. Il paraît donc plus probable que l'âge de 145 000 ans se rapporte en fait à l'Ouljien, opinion déjà formulée par C. E. Stearns (1978).

L'attribution au Harounien ne paraît donc pas contestable et l'intérêt du site d'Agadir est de fournir pour la première fois une faune très complète de cet étage avec la nuance « chaude » propre à tous les gisements situés au sud du cap Rhir.

En raison de l'absence de coquilles dans les sites de Casablanca et de Rabat, on pourrait choisir Agadir comme localité-type pour la transgression marine qui succède à l'Anfatien et précède l'Ouljien.

Remerciements

Nous remercions M. Bensaid et M. Dahmani, Directeurs du Service Géologique du Maroc, pour les facilités accordées durant nos différents séjours au Maroc ; P. Rognon, Directeur de l'ERA 684 du CNRS, grâce à qui ces missions ont pu avoir lieu ; C. E. Stearns, pour ses enrichissantes discussions et critiques ; enfin J. Labeyrie, C. Laidi, A. Vigot (spectrométrie alpha) et C. Jehanno (diffractométrie X) pour l'aide fournie par le Centre des Faibles Radioactivités de Gif/Yvette.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Antoine, M., 1942. — Communication verbale. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **22** : 27.

Beaudet, G., 1971. — Le Quaternaire marocain : état des études. *Revue Géogr. Maroc*, **20** : 3-56.

Biberson, P., 1955. — Nouvelles observations sur le Quaternaire côtier de la région de Casablanca (Maroc). *Quaternaria*, **11** : 109-149.

— 1958. — Essai de classification du Quaternaire marin du Maroc atlantique. *C.r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **4** : 67-70.

— 1961. — Le cadre paléogéographique de la Préhistoire du Maroc atlantique. *Publs Serv. Antiq. Maroc*, **16** : 235 p.

Bourcart, J., 1927. — Premiers résultats d'une étude du Quaternaire marocain. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4), **27** : 3-33.

Brébion, Ph., 1979. — Étude biostratigraphique et paléoécologique du Quaternaire marocain. *Annls Paléont.* (Invertéb.), **65** (1) : 42 p., 1 carte, 5 tabl.

— 1979. — Iconographie critique des Gastéropodes marins du Pliocène supérieur et du Quaternaire marocain atlantique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, sect. C, (2) : 137-149, 4 pl.

Brébion, Ph., et A. Weisrock, 1976. — Faunes de Gastéropodes et morphologie des plages plio-quaternaires de l'Atlas atlantique (Maroc). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **283**, D : 1145-1148.

Choubert, G., 1961. — Quaternaire du Maroc. *Bull. peryglac.*, (10) : 9-29.

Choubert, G., et J. Marçais, 1947. — Le Quaternaire des environs de Rabat et l'âge de l'Homme de Rabat. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **223** : 1645-1647.

Emiliani, C., et N. J. Shackleton, 1974. — The Brunhes Epoch : Isotopic Paleotemperatures and Geochronology. *Science*, **183** : 511-514.

Gigout, M., 1949. — Définition d'un étage ouljien. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **229** : 551-552.

— 1952. — La transgression flandrienne a dépassé de 2 m le niveau actuel de la mer à Rabat. *C.r. somm. Séanc. Soc. Géol.*, **5** : 78-79.

— 1959. — Ages, par radiocarbone de deux formations des environs de Rabat. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **249** : 2802-2803.

— 1960. — Nouvelles recherches sur le Quaternaire marocain et comparaison avec l'Europe. *Trav. lab. Géol. Univ. Lyon*, n.s., (6) : 158, 4 pl., 24 fig.

Hoang, C. T., L. Outlier et A. Weisbrick, 1978. — Nouvelles datations $^{230}Th/^{234}U$ de terrasses marines « ouljiennes » du Sud-Ouest du Maroc et leurs significations stratigraphique et tectonique. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **286**, D : 1759-1762.

Kaufman, A., W. S. Broecker, T. L. Ku et D. L. Thurber, 1971. — The status of U-Series methods of mollusk dating. *Geochim. cosmochim. Acta*, **35** : 1155-1183.

Kilian, W., 1917. — Géologie des environs d'Agadir. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, : 32-33.

Ku, T. L., 1966. — Uranium series desequilibrium in deap-sea sediments. Ph.-D. Thesis, Columbia University, New York, 157 p.

— 1968. — Protactinium — 231 method of dating coral from Barbados Island. *J. geophys. Res.*, **73** : 2271-2276.

— 1976. — The uranium — series methods of age determination. *Am. Rev. Earth Planetary Sci.*, **4** : 347-380.

Lecointre, G., 1926. — Recherches géologiques dans la Meseta marocaine. *Mém. Soc. Sci. nat. phys., Maroc*, **14** : 158 p., 32 fig., 18 pl., 1 carte.

— 1952. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marin de la côte atlantique du Maroc. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, **1** (99) : 198 p., 8 pl., 100 fig. ; **2** (99) : 170 p., 28 pl., 13 fig.

Mesolella, K. J., R. K. Matthews, W. S. Broecker et D. L. Thurber, 1969. — The astronomical theory of climatic changes : Barbados data. *J. Geol.*, **77** : 250-274.

Neuville, R., et A. Ruhlmann, 1941. — La place du Paléolithique ancien dans le Quaternaire marocain. Publ. I.H.E.M., Coll. Hesperis, (87) : 156 p.

Neuville, R., et A. Ruhlmann, 1942. — L'âge de l'Homme fossile de Rabat. *Bull. Soc. Anthrop. Paris*, 9e sér., (3) : 74-88.

Sakanoue, M., K. Konoshi et K. Komura, 1967. — Stepwise determinations of Thorium, Protactinium and Uranium isotopes and their applications in geochronological studies. *In* :

« Radioactive dating and methods of low-level counting ». Proceedings of a Symposium, International Atomic Energy Agency, Vienna : 313-329.

STEARNS, C. E., 1978. — Pliocene-Pleistocene emergence of the Moroccan Meseta. *Bull. geol. Soc. Am.*, **89** : 1630-1644.

STEARNS, C. E., et D. L. THURBER, 1965. — ^{230}Th/^{234}U dates of the late Pleistocene marine fossils from mediterranean and moroccan littorals. *Quaternaria*, **7** : 29-41.

STEARNS, C. E., et D. L. THURBER, 1967. — *Id. In* : « Progress in Oceanography », Pergamon Press, London, **4** : 293-305.

SZABO, B. J., 1979. — ^{230}Th, ^{231}Pa and open system dating of fossil corals and shells. *J. geophys. Res.*, **84**, c : 4927-4930.

VEEH, H. H., et J. CHAPPELL, 1970. — Astronomical theory of climatic change : support from New Guinea. *Science*, **167** : 862-865.

WEISROCK, A., 1980 *a*. — Plages étagées et néotectonique à Agadir (Maroc). Colloque Niveaux marins et tectonique quaternaire dans l'aire méditerranéenne, Paris : 477-487.

— 1980 *b*. — Géomorphologie et paléoenvironnements de l'Atlas atlantique (Maroc). Thèse, Paris 1 : 931 p.

PLANCHE I

Coupe du niveau de 20 m au port d'Agadir. (*Cliché P. Rognon.*)

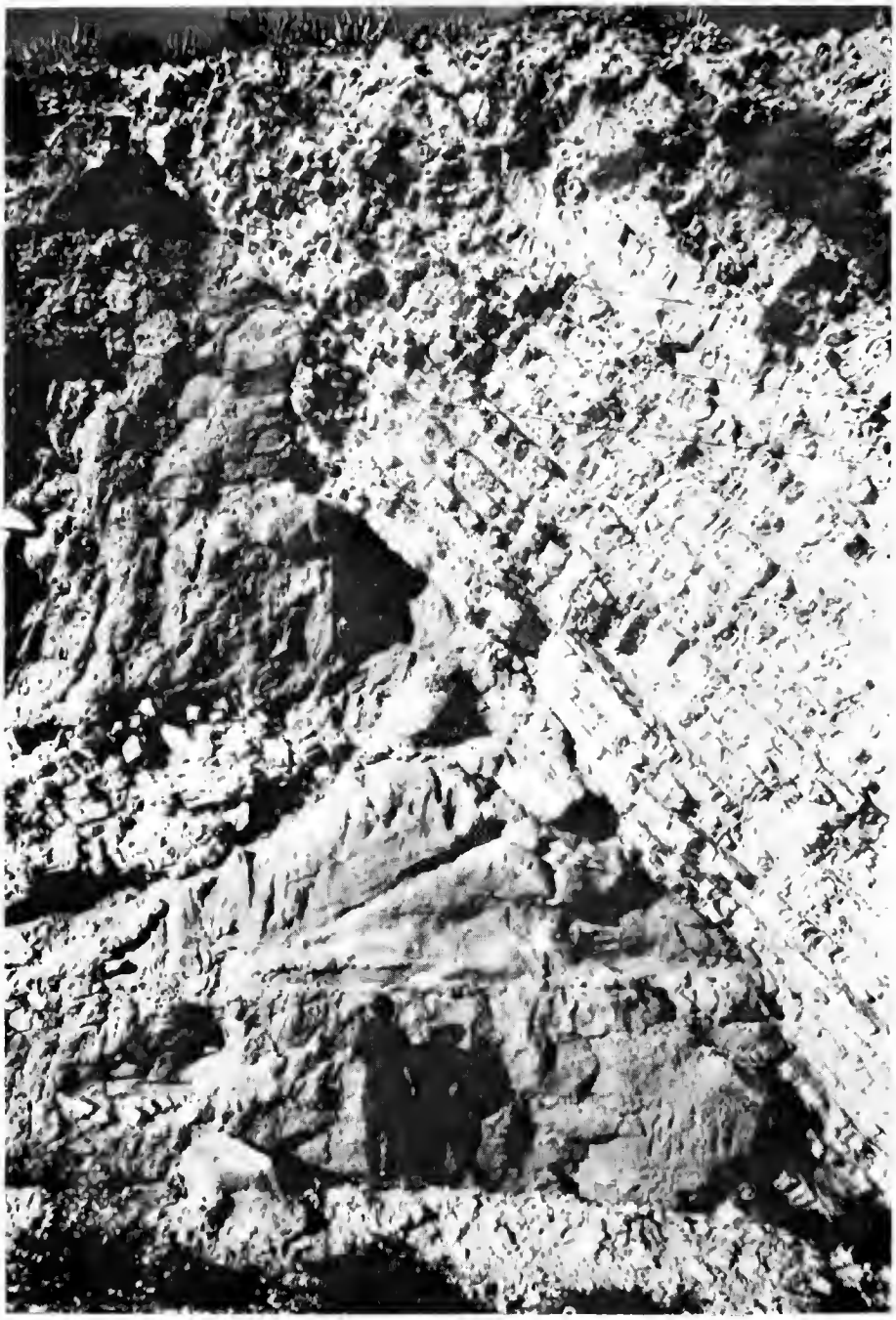


PLANCHE I

PLANCHE II

1 — *Patella safiana* Lmk. Harounien, Agadir : cordon.
2 — *Patella intermedia* Jeff. Harounien, Agadir : cordon.
3 — *Mesalia mesal* (Ad.) Desh. Ouljien, Agadir : phare (× 1,5).
4 — *Natica fanel* (Ad.) Recl. Ouljien, Agadir : phare.
5 — *Euspira fulminea* (Gm.). Harounien, Agadir : grotte.
6 — *Semicassis saburon* (Brug.). Ouljien, Agadir : phare.
7-8 — *Cymatium* (*Monoplex*) *costatum* (Born.). Ouljien, Agadir : phare.
9 — *Cymatium* (*Cabestana*) *cutaceum* (L.). Ouljien, Agadir : phare.
10 — *Cymatium* (*Cabestana*) *doliarium* (L.). Ouljien, Agadir : phare.
11 — *Bursa* (*Bufonariella*) *scrobiculata* (L.). Ouljien, Agadir : phare.
12 — *Nucella* (*Acanthina*) *plessisi* (Lec.). Harounien, Agadir : cordon.
13 — *Thais* (*Stramonita*) *haemastoma* (L.). Harounien, Agadir : cordon.
14 — *Anachis* sp. Harounien, Agadir : grotte (× 2,5).
15 — *Cantharus viverratus* (Kien.). Ouljien, Agadir : phare (× 1,5).
16 — *Arcularia gibbosula* (L.). Ouljien, Agadir : phare (× 1,5).
17 — *Narona* (*Solatia*) *piscatoria* (Gm.). Harounien, Agadir : grotte (× 2).
18 — *Gibberula epigrus* (Reeve). Ouljien, Agadir : phare (× 3).
19 — *Hastula* sp. Harounien, Agadir : grotte (× 1,5).

(Cliché D. Serrette.)

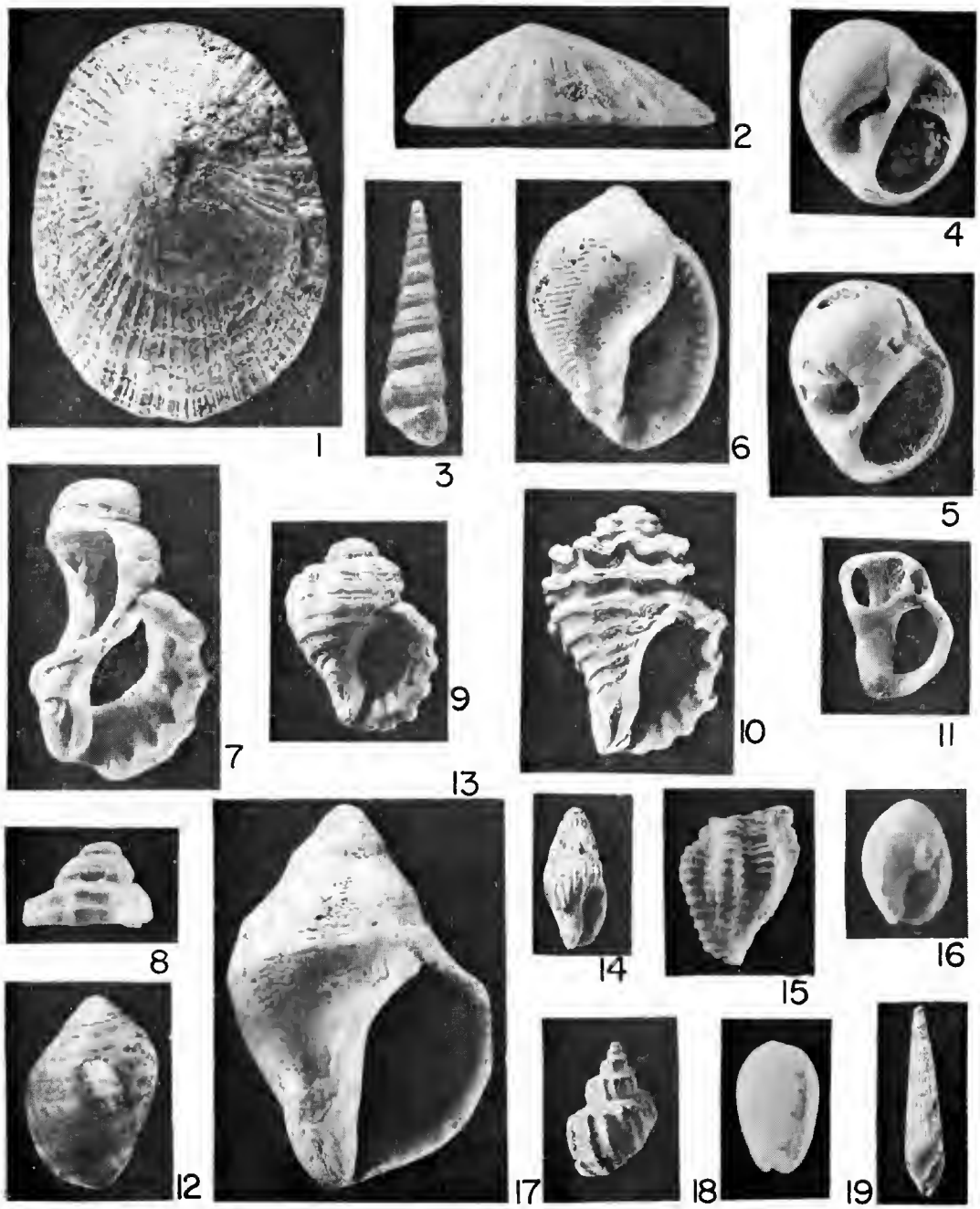


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, nº 2 : 153-183.

Étude paléontologique, ichnologique et paléoécologique du gisement oligocène de Saignon (bassin d'Apt, Vaucluse)

par G. Demathieu, L. Ginsburg, C. Guérin et G. Truc

Résumé. — Les carrières de Saignon, ouvertes dans les calcaires du bassin d'Apt, datés de l'Oligocène inférieur, ont livré une ichnofaune abondante et diversifiée. De nouveaux ichnogenres et ichnoespèces ont pu être mis en évidence : *Rhonzotherichnus voconcense* n. g., n. sp., empreintes les plus fréquentes, peuvent être attribuées à un Ronzothère dont les éléments du squelette ont été trouvés dans une autre partie du bassin ; *Bifidipes velox* n. g., n. sp., traces d'Artiodactyles légers, sont assez fréquents, de taille moyenne ; les Créodontes sont représentés uniquement par une seule marque appelée *Sarcotherichnus enigmaticus* n. g., n. sp. ; la grande densité des traces d'Oiseaux n'a permis de distinguer sûrement qu'un ichnogenre et une ichnoespèce, *Pulchravipes magnificus* n. g., n. sp., représentant des Ralliformes ou des Charadriformes ; quant à l'ichnite *Keckia punctata* n. sp., elle est probablement le fait d'un Mollusque Gastropode. L'ichnofaune de Saignon témoigne d'un espace découvert en bordure d'étendues d'eau à niveau variable, fréquenté essentiellement par des Mammifères herbivores et des Oiseaux. Cette marge bordait elle-même des paysages vraisemblablement de savane, les Périssodactyles et les Artiodactyles, bons coureurs, étant plus à l'aise dans ce type de biotope que dans les forêts.

Abstract. — A rich ichnofauna is described from the basis of Oligocene, in the locality of Saignon near Apt (Vaucluse, South eastern France). Some new ichnogenera and ichnospecies were erected : *Ronzotherichnus voconcense* n. g., n. sp., are the most numberous footprints and they may be easely attribuated to the Rhinocerotid *Ronzotherium* ; *Bifidipes velox* n. g., n. sp. belongs to a slight, medium size Artiodactyla ; *Sarcotherichnus enigmaticus* n. g., n. sp. is an isolated footprint which be narrowed to an Creodonta ; many footprints and tracks of Birds allow to determined safetily only one new ichnospecies and genera, *Pulchravipes magnificus* n. g., n. sp., which is related to order Ralliforma or Charadriforma ; the ichnita *Keckia punctata* n. sp. was likely made by a Gastropoda. The ichnofauna of Saignon gives the evidence of an open area in the shore of a pool the level of which changed with the seasons or the climatic cycles. Outside the shore a scenery of Savana spreaded far and wide for good running Artiodactyla and Perissodactyla.

G. Demathieu, *Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, LA CNRS nº 157.*
L. Ginsburg, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
C. Guérin et G. Truc, *Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon I, et Laboratoire de Paléontologie stratigraphique et de Paléoécologie LA CNRS nº 11, 27-42 bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex.*

La découverte des aires à empreintes de pas de Saignon, à 5 km environ à l'est d'Apt, près de la route de Digne, est due à l'exploitation des strates calcaires par P. Négri, carrier, qui semble avoir été le premier à remarquer les ichnites.

Une grande dalle avait été dégagée dont le relevé photographique a été réalisé par G. Truc ainsi que quelques moulages. Elle a été détruite depuis pour les besoins de l'exploi-

tation mais, en 1980, une nouvelle dalle a pu être mise au jour et en valeur par les soins de L. Ginsburg, C. Balme, N. Gomez et G. Martini, ces trois derniers travaillant alors pour le compte du parc naturel régional du Lubéron.

Entre temps, dans la partie sud-est de la carrière, l'exploitation se poursuivant, deux autres niveaux avaient été découverts : l'un, à 1,5 m environ au-dessus du premier niveau, comprenait presque exclusivement des traces d'oiseaux et l'autre, à 0,30 m au-dessus du précédent, révélait une ichnofaune voisine de celle du niveau initial. Un examen en a été fait, en mars 1978, par G. Demathieu à la suite de l'appel de P. Négri mais la cession de la carrière dans les semaines qui ont suivi en a précipité la destruction.

C'est donc de trois niveaux distincts que proviennent les empreintes qui vont être décrites. Les pistes étudiées de Mammifères sont du niveau 1 (parties nord-ouest puis centrale de l'exploitation), celles d'Oiseaux du niveau 2, et seules les pistes F et les traces d'Invertébrés proviennent du niveau 3.

Les types choisis n'ont pu être conservés qu'à l'état de moulages d'empreintes en creux de la première dalle dégagée et sont déposés dans les collections du Département des Sciences de la Terre de l'Université de Lyon I, qui renferment également quelques spécimens notamment de traces d'Oiseaux.

Le cadre géologique

Du point de vue stratigraphique, ces couches appartiennent à la partie supérieure des calcaires de La Fayette, attribués classiquement à l'Oligocène inférieur (Sannoisien), sur la base des Invertébrés continentaux. Pour ce qui est de placer ces couches en regard de formations à Mammifères, on notera que : 1) à environ 11 km 500 à l'est-nord-est de nos dalles à empreintes, sur la commune de Viens, les calcaires de La Fayette ont livré il y a quelques années une mandibule du Rhinocerotidae *Ronzotherium velaunum* (cf. Annexe et pl. III, 4) ; 2) à 4 km environ au nord-nord-ouest de nos dalles à empreintes, ont été signalés (cf. notice de la carte géologique Reillanne 1/50 000e) des restes de *Palaeotherium* dans les argiles du Maronnier, formation qui est directement sous-jacente aux calcaires de La Fayette.

Or, à la base de l'Oligocène, les Rhinocerotidae remplacent les Palaéothères sur la scène européenne. Les *Palaeotherium*, nombreux dans l'Éocène supérieur (niveau de Montmartre à la base avec huit espèces ; niveau de Frohnstetten et Saint-Capraise-d'Eymet avec quatre espèces) disparaissent quasi totalement au niveau suivant, dit de Soumailles, où il ne reste plus qu'une seule espèce (Brunet, 1979). Mais ce gisement de Soumailles voit l'arrivée par migration en Europe du premier Rhinocerotidea, l'Hyracodontidae *Eggysodon*, ainsi que celle du Félin machairodonte *Eusmilus* et de l'Artiodactyle *Entelodon*. Ces migrations ont permis à Brunet de placer Soumailles juste au-dessus de la « grande coupure » de Stehlin (1909), qui marque en Europe la limite entre l'Éocène et l'Oligocène (Brunet *op. cit.*, Cavelier, 1979). Au-dessus du niveau de Soumailles (= Sannoisien inférieur) vient, dans l'échelle biostratigraphique continentale, le niveau de Ronzon (= Sannoisien supérieur), avec absence totale de tout *Palaeotherium* et arrivée par migration de *Ronzotherium velaunum*, du premier Anthracothère (*Bothriodon velaunum*) et du premier Gelocidae (*Gelocus communis*).

Dans la stratigraphie continentale du bassin d'Apt, les argiles du Maronnier à *Palaeo-*

therium, semblent donc bien correspondre au niveau de Soumailles et les calcaires de La Fayette, à *Ronzotherium velaunum*, au niveau de Ronzon.

Les calcaires de La Fayette sont donc bien d'âge sannoisien.

I. LES EMPREINTES DE PAS DE VERTÉBRÉS

Groupe Périssodactyloïde n. gr.

Nous utilisons la notion de groupe ichnologique telle qu'elle fut présentée par Nopcsa en 1923 en vue de l'étude des empreintes du Trias. Ce terme de parataxinomie présente l'avantage, pensons-nous, de ne pas induire nécessairement l'appartenance des auteurs des traces à une catégorie zoologique trop précise mais d'indiquer seulement une ressemblance de formes. Cette remarque reste valable pour les taxons d'ordre inférieur comportant en suffixes des termes comme *ichnus*, *pus* ou *pes*.

Ichnofamille Rhinocheratichnidae n. ichnofam.

Ichnogenre **RONZOTHERICHNUS** n. ichnog.

Diagnose de l'ichnogenre : Empreinte mesaxonienne caractérisée par quatre impressions de tailles différentes : l'une d'un sabot III à forme elliptique dont le grand axe est perpendiculaire à celui de l'autopode. Deux autres, les impressions des sabots II et IV, à peu près symétriques par rapport à l'axe du pied, de forme elliptique, sont situées en arrière de l'impression du sabot III. Pour la main, la sole plantaire confondue avec le sabot V est représentée par une trace trapézoïdale de longueur très variable dont l'axe de symétrie se confond avec celui de l'autopode. Pour le pied, la sole est subcirculaire (fig. 1 b, c). Main et pied sont de tailles comparables. Dans les pistes, l'angle du pas est grand ($\geqslant 130^o$).

Ichnoespèce-type : *Ronzotherichnus voconcense* n. ichnosp.

Ronzotherichnus voconcense n. ichnosp.

Type : Empreinte n° 11 (fig. 1 a).

Hypodigme : Traces représentées par les moulages 3, 11, X a, X b, déposés dans les collections de l'Université Claude Bernard (Lyon I). Pistes A et B détruites maintenant. Pistes H, I, K, sur la dalle conservée en place.

Diagnose de l'ichnoespèce : Les traces des sabots II et IV sont plus longues, en général, que celle du III. Par contre, la largeur de ce dernier est de l'ordre de la somme des largeurs des sabots latéraux. Ceux-ci, légèrement convergents vers l'avant, ne sont pas exactement symétriques par rapport à l'axe : le IV, plus volumineux, est situé un peu plus vers l'avant que le II. La sole plantaire, qui n'est pas toujours visible, est, lorsqu'il s'agit du pied, plus longue que large. C'est le contraire pour la main. Le pied, légèrement plus petit qu'elle, la recouvre souvent, partiellement au moins. La piste est relativement étroite, le rapport de l'enjambée à la largeur totale varie de 4 à 5. L'angle du pas est d'environ 150°

Étude descriptive

a — *Les empreintes*

Un grand nombre d'empreintes du gisement peuvent être attribuées à cette espèce. Les traces isolées d'autopodes (fig. 1 b, c et pl. I, 1-2) sont assez rares ; les plus fréquentes sont des traces jumelées de main et de pied se chevauchant plus ou moins complètement (fig. 1 a et pl. I, 3) ; les reliefs sont convexes et réguliers avec un maximum situé vers le centre de la trace. Les sabots latéraux ont quelquefois une section transversale triangulaire. Les empreintes des deux autopodes diffèrent par l'allure de la sole, très élargie à sa base pour la main parce que le 5e doigt se confond avec elle et plus étroite au pied qui est tridactyle.

Quelques mesures des empreintes les mieux conservées ont été prises (tabl. I). Notons qu'une main de *Diceros bicornis* actuel de taille moyenne est longue de 190 mm et large de 185 mm.

Tableau I. — Mesures des caractères chez *Ronzotherichnus voconcense.*

L	l	K II	K III	K IV	k II	k III	k IV	t
				Mains				
185	210	79	63	83	41	97	62	0
?	180	48	54	57	28	82	32	— 45
135	210	39	42	68	34	90	38	— 65
145	180	54	65	78	35	86	45	— 10
170	189	57	67	62	45	76	58	+ 20
?	189	?	56	75	?	90	47	?
166	184	58	68	62	54	85	57	+ 25
				Pieds				
?	180	45	49	52	29	75	24	— 32
?	155	55	54	60	29	73	34	— 28
151	165	40	43	45	42	78	38	?
186	179	67	62	84	27	98	45	— 15
172	156	61	59	72	38	99	45	+ 20
176	163	46	60	69	25	82	38	0
174	164	57	56	70	39	93	44	+ 20
172	168	63	69	72	43	93	48	+ 30

L = longueur ; l = largeur ; K = longueur libre des sabots ; k = largeur des sabots ; t = angle des sabots extrêmes. Les mesures sont exprimées en millimètres, les angles en degrés.

La longueur totale de l'empreinte ne peut être relevée que lorsque la sole plantaire est imprimée, ce qui reste relativement rare dans le cas d'empreintes bien formées. La trace de cette sole a d'ailleurs une longueur variable suivant l'inclinaison plus ou moins importante du membre lors de la pose de l'autopode.

Tableau II. — Paramètres des distributions de fréquence des mesures des caractères des autopodes chez *Ronzotherichnus voconcense*.

Caractères	N	Moyenne (mm)	Écart-type (mm)	Variabilité (%)	Intervalle de confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf. (mm)	Sup. (mm)	Test de Cramer Dissymétrie	Variable test a	Probabilité de dépasser a (%)
				Mains					
L	5	160,2	20,0674	13	135	186	— 0,161	0,18	86
I	7	191,7	13,0220	7	179	204	0,900	1,13	26
K II	6	55,8	13,3479	24	41	70	0,907	1,07	28
K III	7	59,3	9,3044	16	50	68	— 1,16	1,46	14
K IV	7	69,3	9,6214	14	60	79	0,209	0,26	79
k II	6	39,5	9,2250	23	29	50	0,550	0,65	52
k III	7	86,6	6,6797	8	80	93	— 0,052	0,07	0,06
k IV	7	48,4	11,1184	23	38	59	— 0,273	0,34	63
				Pieds					
L	6	171,8	11,4615	7	159	184	— 1,22	1,44	15
I	8	166,3	9,2852	6	158	175	0,507	0,73	47
K II	8	54,3	9,6325	18	46	63	— 0,250	0,33	74
K III	8	56,5	8,0178	14	49	64	— 0,266	0,35	73
K IV	8	65,5	12,4899	19	55	76	— 0,413	0,55	58
k II	8	34,0	7,2309	21	27	41	0,05	0,07	94
k III	8	86,4	10,5551	12	77	96	0,06	0,08	94
k IV	8	39,5	7,8193	20	32	47	— 1,14	1,51	13

Le tableau II présente une statistique concernant les divers caractères (définis au tableau I) de la main et du pied. Dans l'ensemble, les variabilités sont comprises entre 8 et 24 %. Les plus grandes valeurs atteintes par ce paramètre concernent les caractères K II, k II et k IV de la main, k II et k IV du pied où elles sont anormalement élevées. La fourchette de 10-20 % pour les variabilités concernant des empreintes d'animaux adultes, où seule l'allométrie de taille intervient, est courante pour cette sorte de fossiles. Une variabilité supérieure à 20 % indique des anomalies, soit dans la prise des mesures, soit dans la fonction du caractère, soit au niveau de l'empreinte, de sa formation ou de sa conservation.

Les tests de probabilité d'ajustement à la loi normale sont bons, la plus faible probabilité ne descend pas au-dessous de 13 %. Quant à l'angle de divergence t, difficile à mesurer avec précision, les mesures données sont plus qualitatives que franchement quantitatives : il faut en retenir qu'il existe une légère tendance à la convergence vers l'avant des directions des sabots latéraux dans les cas, semble-t-il, où l'appui maximum du pied se situe à l'avant de cet autopode.

Les moyennes les mieux définies sont celles de la largeur totale et celle du 3e sabot pour la main, longueur et largeur totales pour le pied, et l'on peut admettre, dans un premier temps tout au moins, que ces caractères paraissent les plus stables ; les autres fourchettes sont plus importantes.

En vue d'éventuelles comparaisons ultérieures, les mesures brutes ne pouvant guère être utilisées dans ce but, nous avons établi les paramètres statistiques usuels concernant quelques rapports entre les mesures de longueur de quelques caractères des empreintes. Une telle entreprise sous-entend l'hypothèse que, pour un échantillon donné, ce rapport est constant, c'est-à-dire que les traces observées sont celles d'animaux de même classe d'âge et que la croissance n'intervient pas. Dans ce cas, il existe une relation linéaire entre les deux termes qui doit se traduire par une valeur élevée du coefficient de corrélation. Or tel n'est pas le cas (tabl. III) pour l'ensemble des rapports étudiés où ces coefficients sont très bas et significatifs de non-corrélation.

Tableau III. — Paramètres des distributions de fréquence des rapports de mesures de caractères chez *Ronzotherichnus voconcense* ; coefficients de corrélation entre les termes.

Caractères	N	Moyenne	Écart-type	Variabilité (%)	Intervalle de confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf.	Sup.	Corrélations Coefficient observé	Coefficient minimum théorique
				Mains				
L/l	5	0,826	0,1097	13	0,71	0,94	0,117	0,878
L/K III	5	2,67	0,3969	15	2,28	3,07	0,654	0,878
l/k III	7	2,22	0,1422	6	2,08	2,36	0,661	0,755
K II/k II	6	1,45	0,3383	23	1,09	1,80	0,428	0,811
K III/k III	7	0,691	0,1355	20	0,56	0,82	— 0,285	0,755
K IV/k IV	7	1,49	0,3180	21	1,19	1,78	0,360	0,755
				Pieds				
L/l	6	1,04	0,0659	6	0,96	1,11	0,430	0,811
L/K III	6	2,99	0,3292	11	2,64	3,34	0,760	0,811
l/k III	8	1,95	0,2597	13	1,73	2,17	0,050	0,707
K II/k II	8	1,66	0,4401	27	1,28	2,03	0,068	0,707
K III/k III	8	0,66	0,0738	11	0,59	0,72	0,661	0,707
K IV/k IV	8	1,69	0,2902	17	1,44	1,93	0,699	0,707

Si les longueurs paraissent assez homogènes statistiquement, on constate que la morphologie de détail de ces empreintes est assez variée ; ceci découle vraisemblablement non seulement de l'appui assez variable des autopodes suivant les aléas de la locomotion, mais aussi de l'état du sédiment, variable également suivant les points. Cette interprétation est confortée par le fait que dans les pistes, bien que les paramètres L et l soient assez stables et de variabilités relativement faibles (de 7 à 10 %), les coefficients de corrélation entre ces caractères sont pour les pistes A, B, M respectivement de 0,754, 0,690 et 0,866, c'est-à-dire significatifs de non-corrélation pour leurs degrés de liberté respectifs.

b — *Les pistes* (fig. 6, pl. I, 4)

Certaines sont constituées d'empreintes d'assez mauvaise qualité mais dans chacune un élément au moins permet de reconnaître l'espèce ; cette situation est due au fait que lors de l'impression le sédiment était humide et dans un état assez pâteux. D'autres comprennent de belles empreintes (pl. I, 4) faites dans un sédiment relativement sec.

Les pistes A et B sont presque parallèles. Les autres pistes présentent des directions variées sur cette aire.

Les moyennes des données numériques figurent dans le tableau IV. Chaque élément de chaque piste semble, en fait, être un couple pied-main (pl. I, 3) ; les auteurs de ces traces placent en effet assez régulièrement les pieds dans les mains du même bipode latéral. Aucune auréole autour de l'empreinte ne permet de déceler l'impression du membre antérieur. Les caractères sont assez peu variables pour la majorité des pistes, la variabilité se situant de 2 à 4 %, exception faite pour ceux de la piste B qui montrent une grande irrégularité.

Les voies sont peu larges pour un animal sans doute massif. Le tableau IV montre encore que les différences concernant le pas oblique et l'enjambée (variabilité d'environ 10 %) sont attribuables probablement à des variations individuelles plutôt qu'à une allométrie de croissance. Nous n'avons pas distingué d'empreintes pouvant être attribuables à des jeunes.

Tableau IV. — Moyennes des mesures des caractères des pistes de *Ronzotherichnus voconcense*.

Pistes	Pas oblique (mm)	Enjambée (mm)	Largeur totale de la voie (mm)	Angle du pas (°)
A	783	1 483	450	138
B	662	1 345	278	160
C	750	1 430	247	146
L	733	1 405	314	148
M	615	1 180	225	155

Estimation des proportions des animaux (méthodes de calcul, cf. Demathieu, 1970 : 28-31)

Les pistes montrent des animaux de tailles légèrement différentes, l'auteur de la piste A étant vraisemblablement le plus grand (empreintes plus importantes et enjambées plus

longues) et celui de la piste M le plus petit. Si l'on considère que l'allure des animaux était le pas alterné avec sustentation sur trois supports (le trot rapide ou le galop n'auraient pas donné le même groupement des empreintes main-pied), le tronc de l'auteur de la piste A pouvait avoir une longueur comprise entre 1,1 et 1,3 m.

Si l'on admet que l'angle de marche chez les Mammifères en allure normale peut être compris entre 25 et 40°, la longueur des membres antérieurs doit, dans ce cas de locomotion, se situer dans l'intervalle 1 m-1,20 m en supposant que l'animal ait des membres antérieurs plus courts que les postérieurs et plus courts au sens large que le tronc ce qui est la règle générale chez les Rhinocérotidés bien qu'il existe des exceptions (*Indricotherium transouralicum*, par exemple). Les membres postérieurs ont une longueur probablement située dans la fourchette 1,20-1,60 m. La longueur totale de l'animal sans la queue pouvait avoisiner 1,80-2 m pour une hauteur au garrot de 1,3 à 1,6 m. Cette fourchette correspond bien à ce qu'on connaît de la taille des Ronzothères. Dans l'hypothèse d'une marche à l'amble, ce qui est fréquent pour des animaux massifs ou à longs membres, le tronc pouvait avoir une longueur égale à l'enjambée soit 1,5-1,6 m. On est alors amené à envisager une fourchette plus large pour les membres : 1 m-1,50 m pour les antérieurs, 1,20-1,80 m pour les postérieurs et pour l'animal une longueur totale de l'ordre de 2-2,4 m avec une hauteur au garrot de 1,3 à 1,7 m.

Interprétation paléontologique

Les caractères des traces et des pistes conduisent à inclure les auteurs de ces empreintes dans la superfamille des Rhinocerotoidea. La morphologie particulière de l'empreinte de leur main et l'estimation de leur taille, jointes au fait que des restes de Ronzothères ont été trouvés dans la même formation permettent d'inférer que ces ichnites sont le fait de ces animaux.

Ichnogenre indet.
(Piste F)

Nous classons cette piste de dix pas dans la même famille que les précédentes par le fait que, sur certaines traces, trois rayons peuvent se distinguer à l'avant de l'empreinte. Ces traces sont assez mal conservées, ayant été faites dans un sédiment encore pâteux qui n'a pas retenu correctement les formes. Il semble néanmoins que le pied ait recouvert la main, que celle-ci était beaucoup plus grande que le pied mais a laissé une trace moins profonde. Au cours de la diagénèse la trace la plus profonde (donc celle du pied) s'est remplie de silice, comme le montre la présence au fond de l'empreinte, d'un rognon de silex aplati ayant épousé plus ou moins sa forme.

En raison de l'état pâteux du sédiment au moment du passage de l'animal, on peut penser que les mesures des traces sont vraisemblablement beaucoup plus grandes que ne l'étaient les autopodes eux-mêmes.

On peut observer dans le tableau V une bonne stabilité des caractères, confirmée par la statistique (tabl. VI), et suggérant un animal marchant très régulièrement.

L'animal qui a laissé ces traces était sans doute plus grand que les précédents ; pour le calcul des proportions du tronc et des membres nous supposons d'abord qu'il suivait une

allure normale, en pas alternés avec sustentation sur trois membres. On trouve alors pour le tronc une longueur comprise entre 1,2-1,4 m ; la longueur des membres antérieurs se situe dans l'intervalle 1,1-1,3 m et celle des membres postérieurs dans la fourchette 1,3-1,7 m.

Tableau V. — Mesures des caractères de la piste F.

Empreintes	Longueur (mm)	Largeur (mm)	Longueur du pas (mm)	Enjambée (mm)	Angle du pas (°)	Largeur de la voie (mm)
P 2			810	1 580	140	
P 3			870	1 600	140	
P 4	300	250	840	1 590	130	510
P 5	310	270	900	1 600	140	480
P 6	300	260	830	1 590	130	510
P 7	370	280	920	1 610	135	
P 8	320	270	830	1 630	140	
P 9			940	1 600	125	
P 10			840			

Tableau VI. — Paramètres des distributions de fréquence des mesures des caractères de la piste F.

Caractères	N	Moyenne	Écart-type	Variabilité (%)	Intervalle confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf.	Sup.	Test de Cramer Dissymétrie	Variable test a	Probabilité de dépasser a (%)
Rapport L/l du couple	5	1,20	0,0703	5,8	1,11	1,29	1,736	1,90	6
Pas oblique (mm)	9	864	45,583	5,3	829	900	0,637	0,89	37
Angle du pas (°)	8	135	5,976	4,4	130	140	— 0,669	— 0,89	37
Enjambée (mm)	8	1 600	15,119	1	1 587	1 643	0,992	1,32	19

Dans le cas de l'amble, le tronc serait plus long : de 1,5 à 1,7 m ; les membres antérieurs de 1,2 à 1,6 m et les membres postérieurs de 1,4 à 2 m avec une longueur totale sans la queue de 2,2 à 2,8 m.

En l'absence d'empreintes mieux marquées, il n'est pas possible de tenter un rapprochement avec un squelette connu.

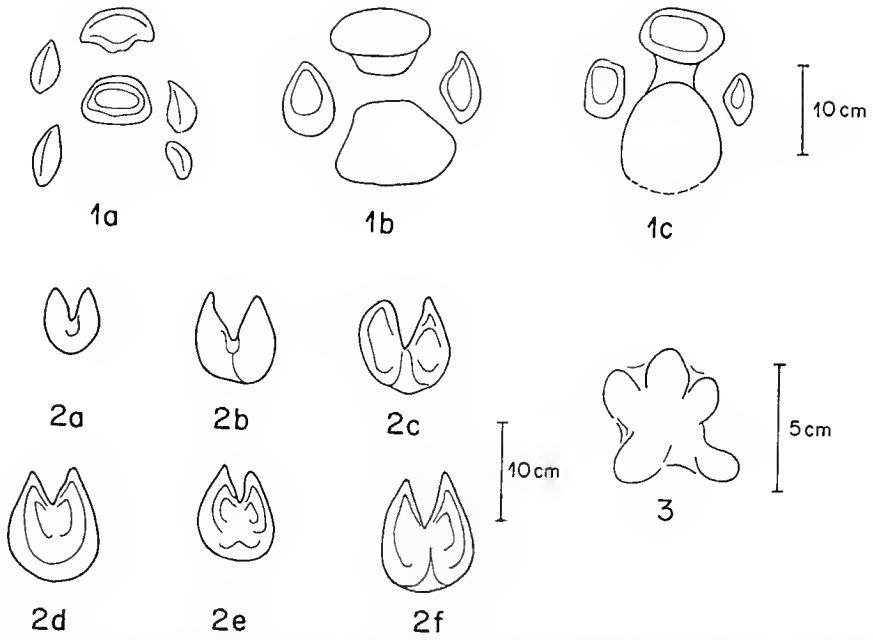


Fig. 1-3. — Empreintes isolées : 1, *Ronzotherichnus voconcense* n. ichnog., n. ichnosp. : a, couple main-pied gauches (les soles n'ont pas imprimé) (type) ; b, main droite ; c, pied gauche. 2, *Bifidipes velox* n. ichnog., n. ichnosp., divers aspects et grandeurs de ces traces : a, b, e ; autopodes gauches, c, d, autopodes droits ; f, autopode droit (type). 3, *Sarcotherichnus enigmaticus* n. ichnog., n. ichnosp., main droite (?) (type).

Groupe ARTIODACTYLOÏDE n. gr.

Nous utiliserons, pour la description des pistes d'Artiodactyloïdes, le vocabulaire des chasseurs de notre pays et le lecteur pourra consulter à ce sujet le manuel de A. Chaigneau, 1965.

Diagnose du groupe : Empreintes de Mammifères ongulés à nombre pair de doigts.

Ichnogenre **BIFIDIPES** n. ichnog.

Diagnose de l'ichnogenre : Traces didactyles semblables à l'empreinte de deux sabots contigus. Les « pinces », pointues en général, ont leurs bords toujours nettement séparés et divergents. A l'arrière, la séparation des « éponges » n'est pas toujours nette. Quand l'empreinte est complète, la longueur dépasse toujours la largeur.

Ichnoespèce-type : *Bifidipes velox* n. ichnosp.

Bifidipes velox n. ichnosp.

Type : Moulage n° 2 (fig. 2 f).

Hypodigme : Empreintes des moulages numérotés dans le tableau VII, déposés à l'Université Claude Bernard (Lyon I), et les pistes D, E, H, I, K laissées en place. Des dispositions ont été prises qui permettent d'espérer la conservation de la dalle qui contient, entre autres, les trois dernières.

Diagnose : Empreintes de taille moyenne, montrant une grande homopodie, et un peu plus longues que larges : le rapport longueur/largeur varie de 1,21 à $\pm$ 0,1. Les « pinces » présentent une divergence très variable ; leur longueur est à peu près égale, en moyenne, à la moitié de la longueur totale. La largeur maximum de l'empreinte se situe dans le voisinage de l'angle formé par les « pinces ». Les voies sont presque droites, l'angle du pas mesurant en moyenne 160°. Le rapport enjambée/longueur du pied est d'environ 11.

Étude descriptive

a — *Les empreintes* (fig. 2 et pl. II, 1-2)

La qualité de la conservation de ces traces ne permet pas, ici, d'observer les détails, s'il y en a, du dessous des pieds de leurs auteurs, de sorte qu'il n'est pas possible de savoir s'ils présentaient les mêmes caractères que les Artiodactyles actuels à savoir « côtés », « soles », « éponges ». Seules les « pinces » sont visibles et bien formées : pointues le plus souvent mais quelquefois arrondies par suite, sans doute, de la quantité d'eau contenue dans le sédiment. Cette dernière a pu être parfois importante comme en témoigne sur certaines empreintes la fluence du sédiment autour de l'ichnite (pl. II, 2). Les reliefs sont souvent épais et leur maximum de profondeur se trouve le plus fréquemment dans la partie médiane de la longueur, sauf dans la piste E où seules les « pinces » ont imprimé. Les « pinces » n'ont pas la même longueur ; nous attribuons au rayon IV la plus longue, ce qui se vérifie dans les pistes, ainsi que chez les Artiodactyles actuels, mais la variabilité est assez importante. Pieds et mains ont des tailles à peu près égales car, dans les pistes, le pied recouvre toujours la main sans qu'aucune auréole marquant une différence soit visible. A l'arrière, le contour du talon est variable : il peut affecter la forme d'une courbe continue convexe ou présenter deux festons ou encore les deux « sabots » peuvent être entièrement séparés.

L'échantillon utilisé pour l'étude statistique est composé d'empreintes de pieds pris selon le critère de la qualité dans le niveau I. Le tableau VII donne quelques mesures de caractères : Longueur (L) et largeur (l) de l'empreinte, longueur de la partie libre des sabots (K), largeur des sabots au niveau du sommet de l'angle des « pinces » (k), mesure de cet angle (t) et largeur du « filet » (f), c'est-à-dire distance des extrémités distales des sabots.

Dans le tableau VIII figurent les paramètres des distributions de fréquence de ces caractères. On remarquera que les variabilités sont assez grandes, la plus petite étant 13 %. Ces valeurs sont dues aux différences de taille des auteurs des traces mais aussi à l'état physique du sol qui ne devait pas être identique en tout point de la surface. Avec la longueur de la trace, les caractères les plus variables sont l'angle des « pinces » et le « filet » qui, d'ailleurs, ne sont pas indépendants l'un de l'autre.

Tableau VII. — Mesures des caractères chez *Bifidipes velox.*

Identification des empreintes	L (mm)	l (mm)	K III (mm)	K IV (mm)	k III (mm)	k IV (mm)	t (°)	f (mm)
1	76	75	35	38	32	43	23	18
6	68	58	37	40	27	31	5	19
10	73	64	38	40	30	34	21	18
14	90	89	46	49	42	47	35	29
13	78	74	36	44	35	36	33	40
25	79	71	37	43	34	37	20	21
26	95	77	50	58	35	42	10	16
27	75	73	51	58	36	37	24	17
28	80	64	42	48	32	32	21	19
82-12	78	58	41	44	31	27	16	25
82-11	84	75	37	44	36	37	28	30
82-13	84	46	42	47	29	25	23	35
67-28	68	60	34	37	26	26	10	23
2	104	80	48	52	36	34	22	26
9	86	74	25	33	26	30	24	23
8	148	97	41	48	38	44	90	72
12	104	88	34	42	39	47	30	34
24	85	75	39	40	35	40	35	31
6 b	104	81	53	57	36	45	31	30
5	83	71	33	38	33	38	23	25

Tableau VIII. — Paramètres des distributions de fréquence des mesures des caractères des autopodes chez *Bifidipes velox.*

Caractères	N	Moyenne (mm)	Écart-type (mm)	Variabilité (%)	Intervalle de confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf. (mm)	Sup. (mm)	Test de Cramer Dissymétrie	Variable test a	Probabilité de dépasser a (%)
L	20	87,1	18,0026	21	78	96	2,19	4,28	0
l	20	72,5	11,9495	16,5	66	79	— 0,130	0,25	80
K III	20	40	6,9546	17,4	36	44	0,170	0,33	74
K IV	20	45	7,1304	15,8	39	51	0,525	1,02	31
k III	20	33,4	4,3091	13	31	36	— 0,164	0,32	75
k IV	20	36,6	6,7854	18,5	33	40	— 0,098	0,19	85
f	19 *	25,2	6,8604	27,2	21	29	0,512	0,98	33
Angle III-IV	19	22,8	8,3551	36,6	18	27	— 0,488	0,93	35

* Sauf la mesure aberrante de l'empreinte n° 8.

Tableau IX. — Paramètres des distributions de fréquence des rapports de mesures de caractères chez *Bifidipes velox* ; coefficient de corrélation entre les termes.

Caractères	N	Moyenne	Écart-type	Variabilité (%)	Intervalle de confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf.	Sup.	Corrélations Coefficient observé	Coefficient minimum théorique
L/l	20	1,21	0,1905	15,7	1,12	1,30	0,727	0,444
L/K III	20	2,23	0,5410	24,3	1,97	2,49	0,261	«
L/K IV	20	1,96	0,3915	20	1,77	2,15	0,356	«
l/K III	20	1,86	0,4410	24	1,65	2,08	0,169	«
l/K IV	20	1,64	0,3199	19,5	1,48	1,79	— 0,263	«
l/k III	20	2,17	0,2484	11,4	2,05	2,29	0,784	«
l/k IV	20	2,00	0,2002	10,0	1,90	2,10	0,859	«
K IV/K III	20	1,13	0,0722	6,4	1,09	1,17	0,949	«
k IV/k III	20	1,09	0,1226	11,2	1,03	1,15	0,819	«
K III/k III	20	1,20	0,1844	15,3	1,11	1,29	0,494	«
K IV/k IV	20	1,26	0,2640	20,9	1,13	1,39	0,322	«
t-f	19	/	/	/	/	/	0,656	0,456

Les tests d'homogénéité sont bons dans l'ensemble puisque, en dehors de celui concernant la longueur, ils offrent une probabilité de dépasser la variable test supérieure à 30 %. La grande variabilité et le très mauvais test d'homogénéité de la longueur peuvent être attribués au fait que sur les surfaces certains points étaient très humides et ont pû être à l'origine d'un léger glissement vers l'avant du pied, augmentant ainsi la longueur de l'empreinte sans affecter les autres caractères. Le biais constaté est dû vraisemblablement à la conjonction des directions suivies par les animaux et à la distribution de ces points plus humides sur les aires à empreintes.

L'étude des rapports de mesures pris deux à deux et les corrélations montrent de grandes variabilités et de mauvaises corrélations partout où interviennent des longueurs (longueur totale ou longueur des pinces). Pour les autres, les variabilités sont plus petites que celles observées sur les caractères eux-mêmes et les coefficients de corrélations sont bons. Cette étude montre que les corrélations qui s'observent normalement sur le vivant se retrouvent partiellement dans l'étude des empreintes, montrant ainsi l'influence que peuvent prendre les facteurs externes dans la formation et la conservation des traces.

b — *Les pistes*

Cinq pistes ont pu être étudiées. Le tableau X donne les mesures usuelles. Celles-ci offrent une assez bonne homogénéité et les écarts sont assez petits. Si l'échantillon présenté est représentatif de la faune d'Artiodactyles, les animaux qui la composaient étaient de tailles très voisines. L'allure était assez modérée, sauf pour l'auteur de la piste E, qui devait courir le trot car seules les « pinces » sont imprimées. La piste D montre des pas irréguliers ;

s'agit-il d'empreintes d'une femelle, si l'on peut reporter à l'Oligocène les traits des pistes des Artiodactyles actuels ? Les autres pistes offrent une bonne régularité : toutes sont assez étroites et l'angle du pas grand (fig. 5 ; pl. II, 3).

Tableau X. — Mesures des pistes de *Bifidipes velox*. Moyennes des caractères.

Pistes	Pas oblique (mm)	Enjambée (mm)	Largeur de la voie (mm)	Angle du pas (°)
D	495	980	142	165
E	530	1 050	99	170
H	491	952	190	155
I	485	950	195	155
K	470	930	130	160

Essai d'attribution paléontologique

Les données des pistes suggèrent des animaux de taille moyenne. Par comparaison avec les Cervidés actuels, leurs corpulences pouvaient être comparables à celles de cerfs de 2e et 3e tête, voire pour le plus grand, dix-corps. Mais la comparaison s'arrête là, car le fait que l'empreinte de la main n'ait pas une surface plus importante que celle du pied montre une répartition des charges assez différente. Cou et tête devaient être beaucoup moins lourds proportionnellement que chez les Cervidés actuels, donc plus petits, et le train arrière plus fort. L'estimation des mesures du tronc, des membres antérieurs et postérieurs, offre les fourchettes dans l'ordre 75-85, 75-90, 85-115 cm pour l'auteur de la piste E et 69-79, 70-80 et 75-90 cm pour celui de la piste D.

Aucune trace n'indique l'existence des « os » c'est-à-dire des rayons latéraux II et V. Cette absence n'est pas significative puisque les Artiodactyles actuels n'en laissent pas toujours la trace, mis à part les sangliers. Il semblerait cependant qu'ici, étant donnés les reliefs importants, s'ils existaient ils devraient être visibles.

Des traces découvertes dans le bassin d'Apt près de Viens (Bessonat *et al.*, 1969) ainsi que celles de l'Éocène supérieur de Garrigues Ste Eulalie, Gard (Ellenberger, 1980), de formes assez proches, semble-t-il, de notre matériel, ont été rapportées au genre *Anoplotherium*. Il ne semble pas que cet animal, assez bas sur pattes, puisse être l'auteur de pistes où les pieds sont superposés aux mains. *Xiphodon* est trop petit. C'est vraisemblablement davantage dans les Tylopodes primitifs, dont certains pouvaient avoir des sabots comparables à ceux des Cervidés (*Stenomylus*, par exemple, mais cet animal est trop petit pour s'ajuster à nos pistes), et mieux encore chez les ruminants Traguloïdea qu'il faudrait rechercher les auteurs possibles, de la famille des Gelocidae par exemple.

Groupe CRÉODONTOÏDE n. gr.

Diagnose du groupe : Empreinte de Mammifère pentadactyle à doigts latéraux situés très en arrière.

Ichnogenre **SARCOTHERICHNUS** n. ichnog.

Diagnose de l'ichnogenre : Empreinte à cinq doigts. Empreintes des doigts II, III et IV alignés transversalement, avec léger dépassement du doigt central. Empreintes des doigts latéraux (I et V) très en arrière, l'un (I ?) situé juste derrière le doigt médian non central du méan côte (II ?), l'autre (V ?) plus petit et plus décalé vers l'extérieur.

Ichnoespèce-type : *Sarcotherichnus enigmaticus* n. ichnosp. (fig. 3).

Sarcotherichnus enigmaticus n. ichnosp.

Diagnose : Empreinte de petite taille, longueur : 52 mm, largeur : 54 mm.

En l'absence de piste, et parce que nous ne possédons qu'une seule empreinte de ce type, elle n'a pas été classée ni nommée.

Étude descriptive

Il s'agit d'une trace pentadactyle de forme assez singulière, de taille plutôt petite et mésaxonienne. Le rayon III est dirigé vers l'avant et ses deux voisins forment avec lui des angles de 30 et 45°. Ces trois rayons médians sont à l'avant de la trace. Les rayons I et V se présentent tout à fait à l'arrière, nettement en retrait par rapport aux trois médians et dirigés latéralement, légèrement vers l'arrière. L'un d'eux est un peu plus long que l'autre. Il n'est pas possible de préciser s'il s'agit de la trace d'un autopode antérieur ou postérieur, droit ou gauche. Les griffes, s'il y en avait, n'ont pas imprimé. Un seul coussinet est présent pour chaque doigt, coussinet de forme arrondie, assez épais, paraissant ressembler, par ses proportions, à ceux des carnivores actuels, Félidés ou Canidés.

Essai d'attribution paléontologique

Parmi les traces de Mammifères actuels, la disposition des rayons rapproche celle-ci de celle des tatous. Mais cette ressemblance architecturale ne s'étend pas aux détails. Il semble probable que son auteur était digitigrade, avec métapodes relevés, les trois médians étant obliques, les deux latéraux plus courts pouvant être assez proches de la verticale. Les rayons, courts, ne devaient posséder qu'un seul coussinet sous-digital. L'absence d'autres

traces, comme celle de piste, rend plus difficile l'attribution à un squelette connu. Cependant, chez certains Carnivores primitifs les deux doigts latéraux sont nettement plus courts que les trois médians et les reconstitutions les montrent très écartés (ex. main de *Vulpavus* in MATTHEW, 1909). Chez les *Hyaenodon*, les deux métapodes latéraux de la main non seulement sont courts et sensiblement de même dimension mais le Mc V peut aussi être très écarté et le Mc I peut se trouver derrière le Mc II, de sorte que l'empreinte du doigt I devait nécessairement se trouver en arrière de la ligne des trois doigts médians (MELLETT, 1977, fig. 45). C'est pourquoi notre empreinte énigmatique et isolée pourrait peut-être bien avoir été faite par un Créodonte. Dans cette éventualité, la petite empreinte très détachée serait celle du 5e doigt, et celle qui est plus grosse et exactement en arrière des doigts centraux, l'empreinte du 1er doigt. Notre empreinte serait donc celle d'une main droite.

Groupe ORNITHOÏDE n. gr.

Ce groupe est l'ensemble des traces ressemblant à des empreintes d'Oiseaux. Pour le différencier du groupe Dinosauroïde qui contient des empreintes de même facture, la période géologique où se situent les traces considérées sera déterminante dans certains cas. En ce qui concerne les ichnites décrites ci-dessous, il est impossible de les confondre avec des traces dinosauroïdes.

Ichnogenre **PULCHRAVIPES** n. ichnog.

DIAGNOSE de L'ICHNOGENRE : Empreinte tétradactyle dont les trois orteils médians présentent la forme globale d'un T renversé ; le hallux, très court, est dirigé obliquement vers l'arrière et l'intérieur de la piste. Celle-ci est presque droite, les pieds sont dirigés vers l'intérieur.

ICHNOESPÈCE-TYPE : *Pulchravipes magnificus* n. ichnosp.

Pulchravipes magnificus n. ichnosp.

TYPE : Empreinte n° 2 de la piste G (pl. III, 2).

HYPODIGME : Les sept autres traces de la piste G et trois autres visibles sur une dalle déposée, ainsi que le moulage d'une partie de la piste G, dans les collections de l'Université Claude Bernard (Lyon I).

DIAGNOSE : L'orteil III, le plus long, est rectiligne ; les II et IV subégaux sont légèrement courbés, la concavité tournée vers l'avant. Le hallux a une longueur ne dépassant pas la moitié des orteils latéraux. Le rapport enjambée/longueur du pied varie de 3,5 à 4.

Étude descriptive

a — *Les empreintes*

Les axes des trois orteils médians concourent en un même point, la base du III, qui a été utilisé comme origine de la prise des mesures. Les griffes sont rarement visibles de même que les coussinets. Le hallux n'est pas toujours présent, ce qui a pour résultat que peu de longueurs totales ont pu être prises. Les extrémités distales des orteils sont quelquefois peu nettes. Le coussinet sous le tarso-métatarsien n'a pas imprimé, ce qui n'est pas très fréquent et montre que les extrémités proximales des rayons se relevaient légèrement par rapport au sol.

Les longueurs de quelques éléments de la piste G figurent dans le tableau XI. Ces mesures étant partielles ne donnent pas une information signifiante. Les empreintes de la piste G sont les plus grandes mais il en existe de nombreuses, plus petites, dont la taille peut s'abaisser au tiers des longueurs données dans le tableau XI.

Le niveau à empreintes d'Oiseaux, situé un peu au-dessus du niveau des traces d'Artiodactyles (l'épaisseur de la dalle qui les porte), en présente une très grande quantité, réparties dans toutes les directions (pl. III, 1) de sorte que leur individualisation est très difficile.

Le tableau XII montre que les éléments de cette piste sont très stables, les variabilités étant presque toutes inférieures à 8 %, sauf deux, l'une de 10, l'autre de 16,4 % concernant l'enjambée et le pas respectivement, ce qui témoigne d'une démarche relativement incertaine due, peut-être, à la présence d'autres Oiseaux sur les lieux.

Tableau XI. — Mesures des caractères de la piste G de *Pulchravipes magnificus.*

Piste G	I (mm)	II (mm)	III (mm)	IV (mm)	L (mm)	l (mm)	t (°)	t′ (°)	t″ (°)	Pas (mm)	Enj. (mm)	Angle du pas (°)
P 1	16	33	47	35	70	80	135	65	75			
P 2	16	36	47	35	54	74	130	68	68	160	265	165
P 3		36	45				135	64	73	115	215	150
P 4	+	34	46	38		75	130	60	70	112	245	160
P 5		35	42	34		76	135	75	76	140	285	160
P 6							145	78	75	150	245	160
P 7		34	42	32		74	125	65	65	102	230	
P 8	+	34	43	31		74	125	70	63	135		

Les tests d'ajustement à la loi normale sont bons, les variabilités étant faibles, sauf celui concernant la largeur des empreintes qui reflète l'effectif important des valeurs extrêmes : 3. Les angles du pas sont grands sans toutefois jamais atteindre 180°.

b — *La piste*

Une piste presque droite, des pas de longueur fluctuante, un rapport enjambée/longueur du pied de l'ordre de 3,7. L'angle de convergence des pieds reste assez faible, 15° en moyenne, alors qu'il est plus grand chez les Oiseaux qui ne marchent qu'occasionnellement.

Dans la nature actuelle — pour fixer les idées — le rapport enjambée/longueur du pied varie de 3 à 7 chez les faisans suivant l'allure de leur démarche, il est de 7 chez un chevalier à pattes jaunes dont les pattes sont déjà longues et de 4 chez le courlis en marche normale.

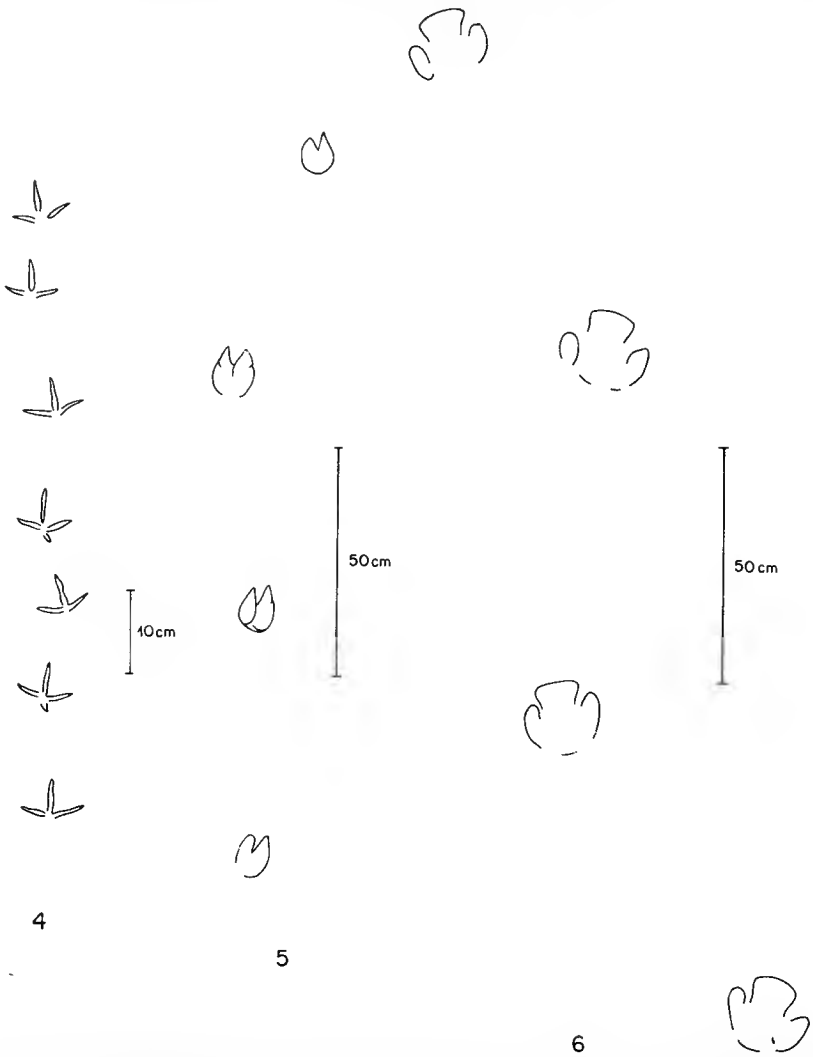


Fig. 4-6. — Pistes : 4, *Pulchravipes magnificus* n. ichnog., n. ichnosp., la première empreinte est celle du pied droit ; 5, *Bifidipes velox* n. ichnog., n. ichnosp., piste D ; 6, *Ronzotherichnus voconcense* n. ichnog., n. ichnosp., piste A, partielle.

Les caractères des pistes montrent un Oiseau bon marcheur, non pourvu de palmes, l'écartement des orteils II-IV étant incompatible avec une palmure, d'après les observations actuelles. La taille du corps de l'animal devait être de l'ordre de celle d'un petit faisan ou d'un courlis, c'est-à-dire d'un Oiseau bon marcheur pourvu de membres postérieurs relativement longs.

Tableau XII. — Paramètres des distributions de fréquence des mesures des caractères de la piste G de *Pulchravipes magnificus*.

Caractères	N	Moyenne	Écart-type	Variabilité (%)	Intervalle confiance sur la moyenne seuil 5 % Inf.	Sup.	Test de Cramer Dissymétrie	Variable test a	Probabilité de dépasser a (%)
I (mm)	2	16							
II (mm)	7	34,6	1,134	3,3	33,5	35,7	0,235	0,30	76
III (mm)	7	44,6	2,225	5,0	42,5	46,7	— 0,132	— 0,17	86
IV (mm)	6	34,2	2,483	7,3	31,5	36,8	0,305	0,36	72
L (mm)	2	67							
I (mm)	6	75,5	2,345	3,1	73	78	1,884	2,23	2
Angle II-IV (t) (°)	8	132,5	6,547	4,9	127	138	0,764	1,02	31
Angle II-III (t′) (°)	8	69,3	5,203	7,5	64,8	73,7	0,914	1,22	22
Angle III-IV (t″) (°)	8	70,5	4,781	6,8	66,5	74	— 0,549	— 0,73	46
Pas (mm)	7	130,6	21,431	16,4	110,7	150,4	0,006	0,01	99
Enjambée (mm)	6	247,5	24,850	10,0	237,3	257,7	0,359	0,43	67
Rapport III/II	7	1,29	0,077	6,0	1,21	1,37	0,848	1,07	28

Il n'est pas possible d'appliquer ici les formules relatives aux quadrupèdes, qui permettent de calculer la longueur des membres, sauf pour indiquer une longueur minimale qui devait se situer aux environs de 25 cm.

Essai d'attribution paléontologique

Les dalles à traces d'Oiseaux portent aussi des empreintes de quadrupèdes indéterminables parce que faites dans un sédiment très humide. Il se peut alors que ces traces témoignent d'un milieu géographique comprenant des étendues d'eau attirant un grand nombre d'Oiseaux limicoles. Les empreintes décrites se rapprochent beaucoup, en effet, des traces de ces derniers.

Ces limicoles, cependant, ne possédaient vraisemblablement pas de très longs membres postérieurs comme le montre le rapport enjambée/longueur du pied.

L'auteur de ces traces est probablement un représentant des Charadriiformes ou des Ralliformes à hallux de longueur moyenne et aux membres postérieurs peu développés relativement pour ces ordres.

Il semble que ces groupes soient bien représentés dans les Ornithichnites du Tertiaire. Des traces très proches en forme et en grandeur ont été trouvées autrefois dans le gypse de Montmorency (Éocène sup.) et decrites par Desnoyers en 1859 et Meunier en 1906. Plus récemment, la molasse de Suisse a livré, dans différents gisements, des traces dont certaines peuvent être rapportées à cette espèce (Weidmann et Reichel, 1979, fig. 1, 2 D, 4 B et C, p. 957-958-961). On rappellera également, pour sa ressemblance, la forme *dudichacharadrepodiscus edas* Ellenberger, 1980, un peu plus petite que celle-ci dont les angles interdigitaux sont un peu plus faibles.

La présence majoritaire de ces limicoles — bécasseaux, chevaliers — de l'Éocène supérieur à l'Actuel dans les gisements à empreintes fournit une bonne indication sur les milieux de sédimentation où elles ont été faites.

II. TRACES D'INVERTÉBRÉS

Deux traces, assez longues, ont été trouvées sur ce gisement.

Ichnogenre **KECKIA** Glocker, 1841

Keckia punctata n. ichnosp.

Type : Piste située sur la couche n° 3 à traces artiodactyloïdes et périssodactyloïdes.

Hypodigme : Une autre piste, de direction parallèle à la première, presque « usée » (pl. III, 3).

Diagnose : Piste sinueuse de 1 cm de large environ, formée de nombreuses petites alvéoles plus ou moins alignées sur quatre ou cinq rangs dans la largeur et comportant de nombreux points anguleux. Les limites latérales forment un léger bourrelet.

Étude descriptive

Les points anguleux ou de rebroussement de la piste, l'irrégularité des alvéoles qui parfois prennent l'aspect de traînées courtes permettent d'attribuer cette trace à un Mollusque Gastropode.

Les alvéoles sont de forme irrégulière : certaines quadrangulaires dont le grand axe est perpendiculaire à la piste, d'autres presque rondes. Parfois elles s'atténuent et leur ensemble a l'aspect de sillons. Aux points anguleux de la piste, elles « s'écrasent » plus ou moins. Leur grandeur est variable et elles peuvent être plus petites. Cette irrégularité des alvéoles montre qu'elles ne représentent pas le tégument de leur auteur mais en même

temps elles prouvent qu'il n'y a pas eu de frottement direct du corps de ce dernier sur le sol. C'est pourquoi les traces de ce genre sont attribuées à des Gastropodes, Mollusques qui rampent par ondulations de leur pied sur un film de mucus produit par ce dernier.

Les Gastropodes actuels laissent des traces semblables lorsqu'ils se déplacent sur un sol meuble à particules fines (observation faite sur un sable fin de plage). Ces traces ont très probablement été faites à l'air libre, sur un sédiment partiellement sec.

III. COMPARAISON AVEC LES EMPREINTES DE VIENS

A Viens, une très belle dalle de calcaires lacustres appartenant à la partie sommitale des calcaires de La Fayette est couverte de traces de pas de Mammifères. Elle a été découverte par G. Bessonnat et étudiée par Bessonnat, Dughi et Sirugue (1969). Les auteurs y ont décrit neuf types d'empreintes. Sur le terrain, nous n'avons jusqu'alors observé que trois sortes de traces.

1. Une très belle piste de type rhinocéroïde. Chaque empreinte mesure environ 16 cm de long sur 15 de large et le pas, irrégulier, est de 70 à 80 cm, l'enjambée de 130 à 150 cm ; la largeur totale de la voie est irrégulière et va de 45 à 60 cm. Ces traces sont attribuables à *Ronzotherichnus voconcence*. La figure 1 de Bessonnat *et al.* correspond à ce type.

2. De très nombreuses pistes d'un Artiodactyle, avec empreintes de main de 10 à 15 cm de long sur 11 cm de large et un pied plus petit de 7 à 9 cm de long sur 8,5 cm de large avec une enjambée moyenne de 1,40 m. Ces pistes sont attribuables à *Bifidipes* et nous paraissent un peu plus grandes que celles de l'espèce *velox*. Les figures 4, 5, 6 et 7 de Bessonnat *et al.* peuvent s'intégrer dans ce type.

3. Une trace unique, petite, correspond à la figure 2 de Bessonnat *et al.* Cette empreinte n'est actuellement pas interprétable à notre sens et pourrait être le résultat d'une superposition de deux empreintes décalées (peut-être de *Sarcotherichnus* ?).

De même, la trace de la figure 8 de Bessonnat, avec son rétrécissement anormal à la partie médiane, correspond sûrement à une superposition. La figure 9 semble être la superposition de trois autopodes, les deux gros doigts situés à droite correspondent à un type *Bifidipes*, les deux de gauche aussi et la marque postérieure en forme de croissant a été faite soit par un Artiodactyle aux doigts très écartés soit par une sole plantaire de type périssodactyle.

Enfin, la trace de la figure 3 avec un sabot médian gros et pointu, deux empreintes latérales plus petites et une sole plantaire (?) très développée et pointue vers l'arrière est soit de type rhinocéroïde, soit une superposition.

CONCLUSION

Les dalles à empreintes de l'Oligocène de Saignon ont conservé les empreintes de quatre formes de Mammifères, une d'Oiseau et une d'Invertébré. Chez les Vertébrés, on distingue deux grands Rhinocéroïdes (*Ronzotherichnus voconcense* n. ichnog., n. ichnosp. et ?*Rh.* sp.), un Artiodactyle (*Bifidipes velox* n. ichnog., n. ichnosp.), un Créodonte (*Sarcotherichnus enigmaticus* n. ichnog., n. ichnosp.) et un Oiseau limicole (*Pulchravipes magnificus* n. ichnog., n. ichnosp.). Les traces de *Ronzotherichnus* prédominent très largement, surtout sur la dalle nouvelle dégagée par les soins de Balme, Gomez et Martini, où l'on observe un véritable piétinement, tant les pistes sont nombreuses et de directions différentes.

Le gisement de Viens, situé à 11 km 500 au nord-est, montre un spectre faunique un peu différent, plus pauvre aussi, avec le même Rhinocéroïde, représenté par une seule piste, et par contre de très nombreuses pistes d'Artiodactyles. La position stratigraphique des deux gisements est la même et l'on peut reconstituer de vastes étendues lacustres, avec assèchements saisonniers découvrant sur les bords des étendues plates de boues dépourvues de végétaux (le Saignon) ou rapidement réenvahies par les herbes (Viens). La différence des spectres fauniques retrouvés par l'étude des traces ne doit pas être interprétée comme l'indice de faunes différentes. A la saison sèche, les bords des lacs s'assèchent rapidement ; en quelques jours les boues sont entièrement durcies. Les animaux qui y ont laissé des traces sont donc passés dans un laps de temps relativement très court. En un point donné, toute la faune de l'époque n'a pu passer. Les animaux ont leur territoire, leurs circuits et en un point donné, sur quelques jours, très peu d'espèces se renouvellent. Aussi les spectres des deux gisements doivent-ils se compléter. On peut dire seulement que celui de Saignon, dépourvu de toute végétation, est plus près du rivage que celui de Viens, déjà réenvahi par les plantes herbacées. Les Oiseaux limicoles de Saignon indiquent d'ailleurs un sol encore très mou, ces Oiseaux recherchant habituellement sur les rivages des Vers et autres petits Invertébrés cachés dans la vase molle.

Les empreintes du bassin d'Apt ne sont pas les seules connues de l'ère tertiaire. En Europe, les gisements les plus connus sont :

— les environs de Montmorency (Val-d'Oise), découvertes relatées par Desnoyers (1859) et Meunier (1906) et qui sont un peu plus anciennes (Éocène sup.) ;

— l'ichnofaune éocène de Garrigues Ste Eulalie (Gard) décrite par P. Ellenberger (1980) (Ludien) ;

— l' « Abreuvoir » d'Ipolytarnoc, en Hongrie, étudié par Abel (1935) et Tasnadi Kubacska (1974), plus récent ; vraisemblablement Burdigalien ;

— les Carpathes orientales ont fait, dans ce domaine, l'objet de deux publications : Panin (1964 et 1968) ; dans la molasse miocène ;

— en Suisse, la molasse a fourni de nombreuses pistes : Bräm (1954), Weidmann et Reichel (1979) (Oligocène et Miocène) ;

— en Autriche, les conglomérats de Rohrbach près de Neunkitchen, d'âge miocène supérieur ou pliocène, décrits par Thenius (1967).

— enfin, citons deux gisements où les Oiseaux sont seuls représentés : à Digne (Alpes-de-Haute-Provence), dans la molasse miocène (Beaudoin *et al.*, 1971) et dans l'Oligocène de la Peralta de la Sol (Lerida, Espagne) (Hernandez-Pacheco, 1949).

Les ichnofaunes des gisements importants présentent un certain nombre de traits communs : les mêmes ordres de Vertébrés sont représentés : les Périssodactyles (Rhinocerotoidea) et les Artiodactyles (très largement), les Carnivores (de manière sporadique) pour les Mammifères ; Charadriiformes, Ralliformes, peut-être Gruiformes pour les Oiseaux. Les Reptiles ne sont représentés qu'à Montmorency et Goldau.

Toutes ces ichnofaunes témoignent de biotopes assez semblables.

La caractéristique essentielle de l'ichnofaune de Saignon est de montrer des Périssodactyles (Rhinocerotoidea) nombreux, d'architecture autopodienne encore primitive et des Artiodactyles dont les « sabots » ne paraissent pas encore dotés de l'anatomie que nous leur connaissons actuellement.

ANNEXE

Étude d'un reste de Rhinocerotidae du bassin d'Apt
(Pl. III, 4)

Matériel : Un fragment de demi-mandibule gauche portant des débris de canine, des restes de P_2, la P_3 et la P_4 à peu près complètes et la moitié de la M_1 (pl. III, 4). Cette mandibule de Rhinocerotidé a été découverte par Mme Yvonne Gubler en 1973 dans le soubassement calcaire (gld : calcaire de La Fayette) d'une importante carrière d'argiles (gle) exploitée sur le territoire de la commune de Viens (feuille au 1/20 000 Reillanne n° 3 et feuille géologique de Reillanne au 1/50 000 ; x = 861,00 ; y = 184,20).

En ce lieu, les calcaires de La Fayette ont de 15 à 20 m d'épaisseur et sont constitués par des calcaires argileux gris ou blancs, quelquefois riches en matière organique et en Mollusques dulçaquicoles (*Brotia*, *Galba*). Leur faciès diffère sensiblement de celui observé à Saignon, dans la carrière Négri, où les éléments détritiques abondent au sein d'une matrice micritique sombre.

Dimensions : Hauteur de la branche horizontale entre P_1-P_2 : environ 65,5 mm ; entre P_2-P_3 : 74 mm ; entre P_3-P_4 : 75 mm ; entre P_4-M_1 : 80 mm. Diamètre transversal de la branche horizontale sous P_4 : 28 mm. P_3 : L, 32 mm ; l, 26 mm. P_4 : L, 34 mm ; l, 25 mm.

Description : La branche horizontale est peu déformée, remarquablement haute et étroite. P_3 et P_4 ont un cingulum labial puissant, continu et situé haut sur le fût de la dent ; il n'y a pas de cingulum lingual. Les vallées internes ont un débouché en V, leur différence de niveau est faible et elles se situent haut au-dessus du collet. Sur les tables d'usure le paralophide, le métalophide et l'hypolophide dessinent des angles vifs. Les deux prémolaires sont très peu usées et permettent de voir que le talonide est beaucoup plus bas que le trigonide ; l'entoconide est très peu marqué.

Discussion : La description qui précède met bien en évidence les caractères décrits par H. F. Osborn (1900 : 234-235 et fig. 3) ; elle correspond à la diagnose révisée du genre *Ronzotherium* par K. Heissig (1969) et à la néodiagnose spécifique de M. Brunet (1975) pour *R. velaunum*. Ce dernier auteur, dont nous adoptons le schéma phylogénétique, précise également les critères de distinction entre *R. velaunum* et *R. filholi*. Cette mandibule appartient à *R. velaunum* puisqu'on observe sur les dents un long paralophide, que les vallées internes débouchent labialement bien au-dessus du cingulum et qu'il n'y a pas de pli du protoconide. On notera une évidente similitude avec les dents figurées par H. F. Osborn (1900, fig. 3, reprise de H. Filhol) de la pièce type de *Ronzotherium velaunum*, alors que la branche horizontale de cette mandibule type est sensiblement plus basse ; il y a aussi similitude avec la description de F. Roman (1912).

Remarques : *Ronzotherium velaunum* Aymard, 1854, est un Rhinocerotidae de la sous-famille des Caenopinae, d'âge Sannoisien supérieur, au sens de Brunet (1979) qui fait de cette espèce la plus ancienne et la plus primitive du genre. La patte antérieure est tétradactyle, la patte postérieure tridactyle. La taille des os des membres est celle d'une des espèces actuelles de rhinocéros de taille moyenne, et les rapports des segments de membre en font un type coureur aux métapodes relativement allongés.

Rien ne paraît donc s'opposer à ce que *Ronzotherium* soit l'auteur des traces *Ronzotherichnus*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bessonat, C., H. R. Dughi et F. Sirugue, 1969. — Un important gisement d'empreintes de pas dans le Paléogène du Bassin d'Apt-Forcalquier. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **268** : 1376-1379, 1 pl.

Bräm, H., 1954. — Fährten von Wirbeltieren aus der subalpinen Molasse des Bergsturzgebietes von Goldau. *Eclog. geol. Helv.*, Bâle, **47** (2) : 406-417.

Brunet, M., 1979. — Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Éocène-Oligocène en Europe. Thèse État Fac. Sci. Univ. Poitiers, CNRS A.O. 11606, n° ordre 224, 2 vol. : 542 p. dactyl. ; 1 vol. illustr. : 19 fig., 16 diagr. ; 1 vol. pl. (inédit).

Cavelier, C., 1979. — La limite Éocène-Oligocène en Europe occidentale. *Sci. géol.*, Strasbourg, **54** : 1-280.

Chaigneau, A., 1965. — Indices et empreintes de gibier. Crépin-Leblond éd., Paris : 170 p., nbr. figures.

Demathieu, G., 1970. — Empreintes de pas de Vertébrés, méthodes d'études, *In* : Les empreintes de pas du Trias de la bordure N-E. du Massif Central. *Cah. Paléont. C.N.R.S.*, Paris : 20-37.

Desnoyers, J., 1859. — Note sur les empreintes de pas d'animaux dans le gypse des environs de Paris, particulièrement de la vallée de Montmorency. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **16** (2) : 936-944.

Ellenberger, P., 1980. — Sur les empreintes de pas de gros mammifères de l'Éocène supérieur de Garrigues Ste Eulalie (Gard). *Paleovertebrata*, Montpellier, Mém. jubil. R. Lavocat : 37-78, 14 fig., 2 pl.

Gray, J., 1968. — Animal locomotion. Londres, Weidenfeld and Nicolson : 459 p., 251 fig., 8 pl.

HEISSIG, K., 1975. — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Bayer. Akad. Wissens.*, Abh., München, NF, H. **138** : 1-155, 34 text-fig., 24 tabl., 5 pl.

HERNANDEZ-PACHECO, F., 1929. — Pistes de aves fosiles en al Oligoceno de Peralta de la Sal (Lerida). *Mems R. Soc. esp. Hist. nat.*, Madrid : 379-382.

MATTHEW, W. D., 1909. — The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. *Mem. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **9** (6) : 291-567, 118 fig., 11 pl.

MELLETT, J. S., 1977. — Paleobiology of North American Hyaenodon (Mammalia, Creodonta). *Contr. Vert. Evol.*, New York, **1** : 1-134, 71 fig.

MEUNIER, S., 1906. — Remarquables traces de pas sur un banc de gypse. *Naturaliste*, Paris : 19-21.

MURIE, O., 1954. — A Field guide to animal tracks. Houghton Miflin company Boston, USA : 374 p., 196 fig.

ORLOV, I., 1964. — Éléments de Pal. Reptiles-Oiseaux. Ed. Naouka, Moscou, XII : 722 p., 703 fig.

— 1964. — Éléments de Pal. Mammifères. Ed. Naouka, Moscou, XIII : 421 p., 543 fig.

OSBORN, H. F., 1900. — Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe, Rhinoceros contributions nº 5. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **13-14** : 229-267, 16 fig., 2 tabl.

PANIN, N., 1964. — Coexistenta urmelor de pasi de vertebrate ou mecanoglifele in molasa miocena din Carpati orientali. *Studii Cerc. Geol., Geof., Geogr.*, seria Geologie, Bucarest, **13**, (2) : 341-363, 4 fig., 8 pl.

PANIN, N., & M. STEFANESCU, 1968. — Un nou punct ihno-fosilifer in molasa miocena din Carpati orientali. *Studii Cerc. Geol., Geof., Geogr.*, seria Geologie, Bucarest, **13**, (2) : 521-525, 4 fig.

PLAZIAT, J. C., 1964. — Pistes d'oiseaux et remaniements synsédimentaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, n. s., **6** (2) : 239-294, 2 fig., 1 pl.

ROMAN, F., 1912. — Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **11** : 92 p., 21 texte-fig., 9 pl.

TASNADI KUBACSKA, A., 1974. — Az ipolytarnoci labnyomos homokko oseletnyomai. Magyar allami Földt. int., Evi Jelentése : 77-94, rés. anglais, bibl. (10 réf.), 15 ill.

THENIUS, E., 1967. — Säugetierfährten aus dem Rohrbacher Konglomerat (Pliozän) von Niederösterreich. *Annln naturh. Mus. Wien*, **71** : 363-379, 3 fig., 4 pl.

TRUC, G., 1978. — Lacustrine sedimentation in an evaporitic environment : the Ludian (Paleogene) of the Mormoiron basin, southeastern France. *Int. Ass. Sedim. Spec. Publs*, **2** : 189-203.

VIALOV, S., 1966. — Les traces d'activité des organismes vivants et leur signification paléontologique. Kiev : 220 p., 51 fig., 53 pl.

VIRET, J., 1958. — *Perissodactyla. In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléont. Masson éd., Paris, **6** (2) : 368-498, 144 fig.

— 1961. — *Artiodactyla. In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléont. Masson éd., Paris, **6** (1) : 887-1104, 183 fig.

WEIDMANN, M., & M. REICHEL, 1979. — Traces de pattes d'oiseaux dans la Molasse suisse. *Eclog. geol. Helv.*, Bâle, **72** (3) : 953-971, 7 fig., 1 tabl., 2 pl.

PLANCHE I

Ronzotherichnus voconcense n. ichnog., n. ichnosp.

1 — Autopode antérieur droit.
2 — Autopode postérieur gauche.
3 — Couple main-pied gauche.
4 — Piste de trois pas parallèle au mètre déplié. Le pas du milieu n'est pas très bien conservé. D'autres pieds sont visibles croisant la piste, en bas à gauche, un pied de *Bifidipes velox*.

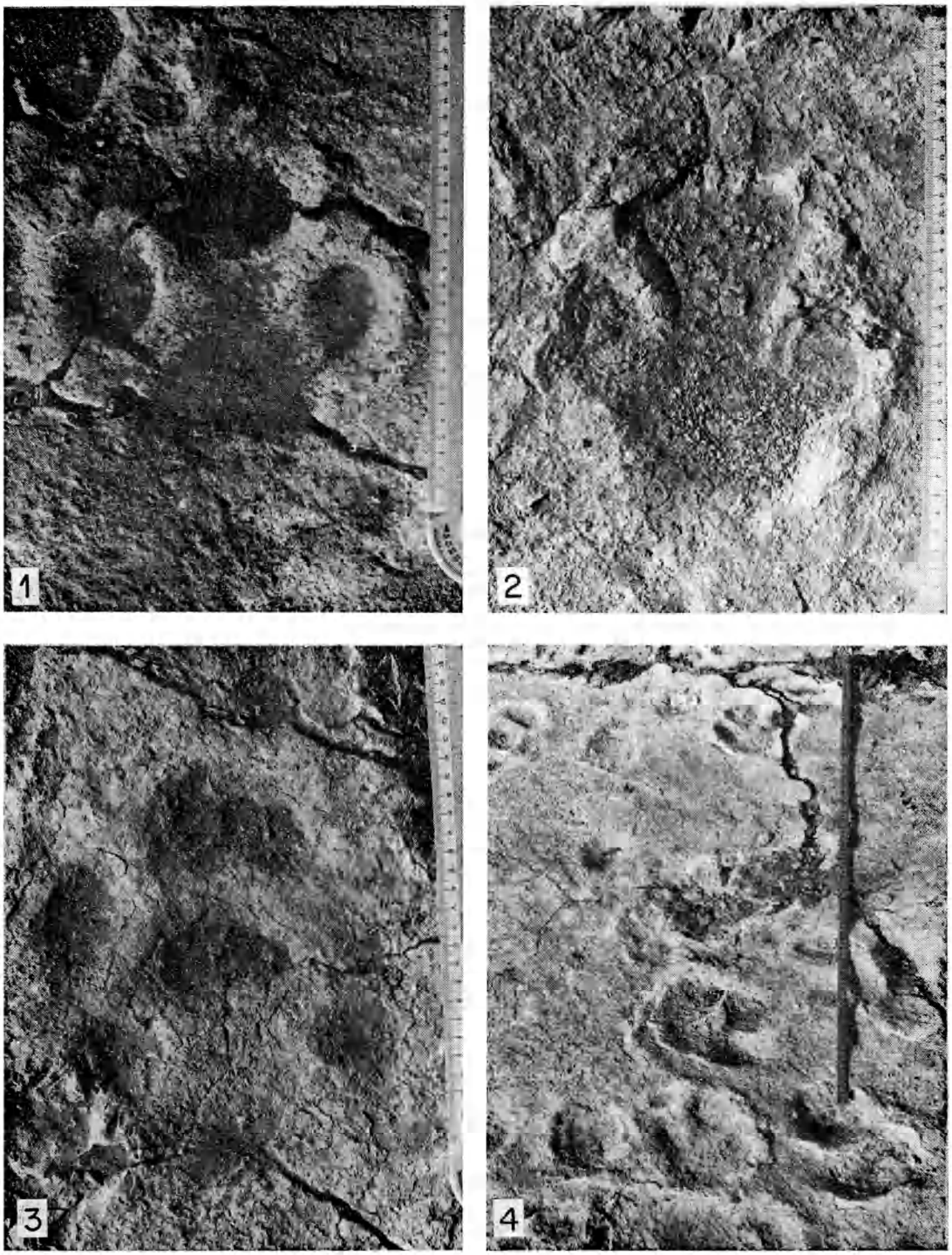


PLANCHE I

PLANCHE II

Bifidipes velox n. ichnog., n. ichnosp.

1 — Autopode gauche.
2 — Autopode droit : remarquer le bourrelet de boue éjecté par la pression des sabots.
3 — Piste de trois pas parallèle au mètre déplié. D'autres pas sont également visibles.

PLANCHE II

PLANCHE III

1 — Nombreuses empreintes d'Oiseaux limicoles de tailles diverses. En bas, à gauche, une empreinte de *Pulchravipes magnificus* n. ichnog., n. ichnosp.

2 — Fragment de la piste *Pulchravipes magnificus* : trois pas. Remarquer l'inégalité de la longueur des pas. Type.

3 — Pistes d'Invertébré, *Keckia punctata* n. ichnosp., attribuables à un Mollusque Gastropode. Type.

4 — *Ronzotherium velaunum* Aymard, 1854, de Viens. P_2 brisée, P_{3-4}, moitié de M_1 gauches, a, face occlusale ; b, face interne. (× 1,25).

4a

4b

PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, nº 2 : 185-195.

Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléoécologiques

par Véra Eisenmann

Résumé. — A partir de l'ostéologie et de l'écologie comparées des *Equus* actuels, on peut établir une relation fiable entre trois traits anatomiques et trois caractères de l'environnement : longueur relative des os des membres et ouverture du paysage, forme des phalanges unguéales et qualité du sol, proportions des métapodes et hygrométrie ; les trois traits anatomiques ne sont pas nécessairement liés entre eux non plus que les trois caractères écologiques. Ces relations ont été appliquées à l'étude de quelques espèces villafranchiennes et pléistocènes de France (*E. stenonis vireti*) et d'Algérie (*E. numidicus*, *E. tabeti* et *E. mauritanicus*). L'*E. stenonis* de Saint-Vallier et l'*E. mauritanicus* de Ternifine étaient adaptés à un paysage arbustif ou boisé, humide, à terrain meuble. Aux conditions sèches d'Aïn Boucherit où vivait *E. numidicus* ont succédé les conditions encore plus sèches d'Aïn Hanech où *E. tabeti*, descendant probable d'*E. numidicus*, devait habiter un milieu prairial à sol plat et dur. Les os des membres, dont l'intérêt est encore trop souvent sous-estimé, peuvent donner des indications paléoécologiques raisonnées et précises ; ils peuvent aussi parfaitement distinguer des espèces dont les dents se ressemblent.

Abstract. — Using osteological and ecological data on modern *Equus*, reliable relations were found between three anatomical and three environmental features : long or short distal limb segments and open or closed country, narrow or wide third phalanges and hard or soft ground, slender or robust metapodials and dry or humid conditions. These features may be dissociated, i.e. open country does not necessarily mean dry conditions and hard ground nor long distal segments are always associated with slender bones and narrow third phalanges. When applied to several Villafranchian and Pleistocene species these considerations point to a rather closed, humid and soft-grounded landscape for *E. stenonis vireti* from Saint-Vallier and *E. mauritanicus* from Ternifine. At Aïn Boucherit, *E. numidicus* must have lived under dry conditions. The environment became still drier at Aïn Hanech where *E. tabeti*, a probable descendant of *E. numidicus*, inhabited an open country with a flat and hard ground. Although their value is still too often underrated, limb-bones are precious for argumented and precise paleoecological interpretations ; they may also distinguish taxa considered as synonyms on other grounds.

Key-words. — Modern and fossil *Equus*, limb-bones, adaptations, paleoecology, Algeria, France.

V. Eisenmann, *LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, F-75005 Paris.*

Introduction

Les mots « Chevaux sauvages » évoquent aisément l'image d'animaux galopant au milieu de plaines sans fin. Pourtant, si aucun Équidé actuel n'habite une forêt dense, il serait faux de croire que tous vivent dans des paysages steppiques semblables. Deux Zèbres

(*E. burchelli* et *E. zebra*) fréquentent des paysages ombragés (J. Kingdon, 1979 : 165 ; E. Joubert, 1972, pl. 1-3) ; les *E. zebra* se signalent en outre par la « nature abrupte et inaccessible de leur retraite en terres hautes » (F. C. Selous, 1902 : 190). Parmi les autres espèces dont l'environnement est effectivement « très ouvert », le Cheval (*E. przewalskii*) et le Kiang (*E. kiang*) ont à se déplacer sur des sols parfois sableux et enneigés pendant une partie de l'année (E. Mohr, 1971 : 64, 66 ; C. Groves, 1974 : 91-92). Ces différents environnements peuvent susciter l'apparition d'adaptations dont il est légitime de rechercher des traces sur le squelette appendiculaire des Chevaux actuels. Une évolution des caractères correspondants chez les Chevaux fossiles pourrait témoigner d'une évolution de leur environnement.

I — Adaptations squelettiques chez les *Equus* actuels

Pour aborder cette question, nous disposons de présomptions générales qu'il est bon de préciser sur les espèces actuelles d'*Equus* avant de chercher à les utiliser en Paléoécologie.

L'une d'entre elles concerne les proportions des segments de membres (également étudiées par D. P. Willoughby, 1974, et C. Groves & D. P. Willoughby, 1981) et les types locomoteurs définis par W. K. Gregory et H. F. Osborn (1912, 1929). L'analyse des données publiées par Gregory et Osborn montre que dans le type graviportal (ex. Éléphant) les longueurs des os des pattes diminuent dans l'ordre suivant : fémur (F), humérus (H), tibia (T) ou radius (R), métacarpien (MC), métatarsien (MT). Dans le type médiportal (ex. Sanglier), tibia et métapodes sont relativement plus longs et MT dépasse MC en longueur. Dans le type coureur (ex. Gazelle), tous les segments distaux sont allongés ; T est l'os le plus long et H l'os le plus court (V. Eisenmann & C. Guérin, *sous presse*, fig. 1). Schématiquement le type coureur est mieux adapté à un paysage ouvert qu'à une forêt même si une concordance parfaite entre les deux ne peut être établie. D'après les données que j'ai recueillies sur plus de deux cents squelettes d'*Equus*, toutes les espèces actuelles appartiennent à un type intermédiaire entre le coureur et le médiportal. Malgré cette similitude générale, il existe des différences, par exemple entre *E. burchelli* qui fréquente des paysages boisés et *E. hemionus* dont l'habitat est tout à fait ouvert : les segments distaux (R, T, MC, MT) relativement plus longs de l'Hémione indiquent un type plus « coureur » que celui du Zèbre de Burchell (fig. 1). Les proportions du Zèbre de montagne (*E. zebra*), autre habitant de paysages boisés, sont voisines de celles d'*E. burchelli* mais les métapodes sont aussi un peu plus courts (fig. 2), caractère avantageux pour un animal de montagne (J. Gray, 1959). En revanche, les *Equus* des grands espaces découverts (*E. kiang*, *E. przewalskii*) ressemblent aux Hémiones. Les Zèbres de Grévy et les Ânes occupent une place à part mais se rapprochent plus du type hémionien.

Un autre point bien connu se rapporte à l'adaptation de la phalange unguéale à la qualité du sol (V. Gromova, 1949*b* : 44). On admet que le sabot est plus large chez les animaux qui ont à se déplacer sur un terrain meuble, quelle que soit sa nature : boue, mousse, sable, neige ; il est au contraire très étroit si les animaux ont à escalader des reliefs escarpés. Mes données sur les *Equus* actuels confirment assez bien cette relation (tabl. I). La largeur de la sole plantaire par rapport à la largeur de la surface articulaire avec la deuxième phalange est faible chez *E. zebra*, espèce de montagne, forte chez *E. kiang* et *E. przewalskii*

qui se déplacent occasionnellement sur de la neige ou du sable. Elle est intermédiaire chez *E. hemionus*, *E. africanus* et *E. burchelli* qui tous les trois fréquentent des sols durs non montagneux. Malheureusement je n'ai pas d'explication certaine en ce qui concerne les sabots très larges d'*E. grevyi* : peut-être s'agit-il d'un élargissement allométrique en rapport avec la grande taille de cette espèce ?

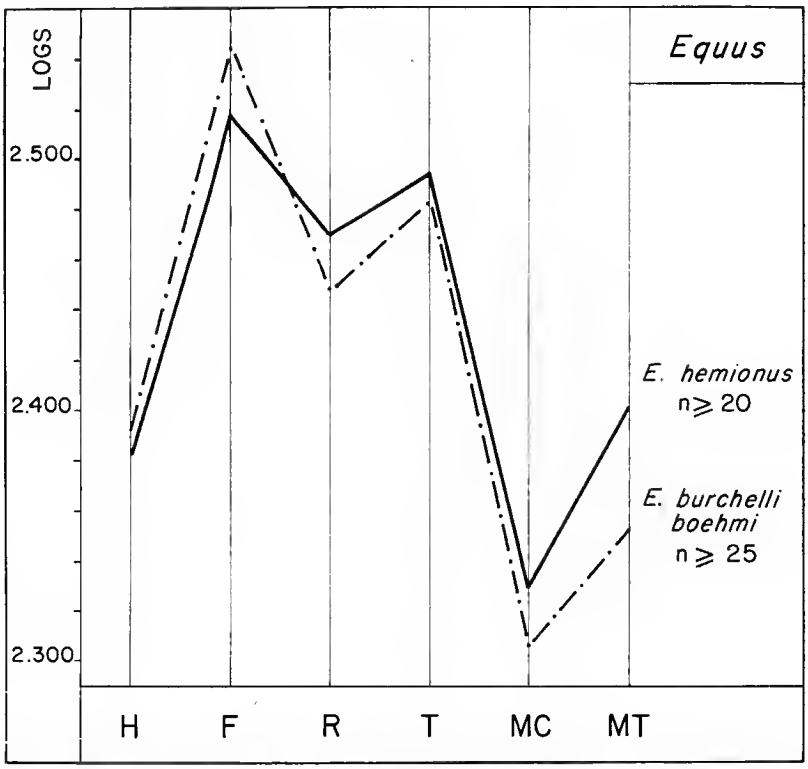


Fig. 1. — Logarithmes décimaux des longueurs d'os des membres de deux *Equus* actuels. H = humérus ; F = fémur ; R = radius ; T = tibia ; MC = 3e métacarpien ; MT = 3e métatarsien ; n = nombre d'individus étudiés.

Decimal logs of limb-bone lengths for two modern Equus. *H = humerus ; F = femur ; R = radius ; T = tibia ; MC = third metacarpal ; MT = third metatarsal ; n = number of skeletons.*

Il est intéressant de remarquer qu'une dissociation est possible entre le type plus ou moins « coureur » suggéré par les segments de membres et la largeur relative des troisièmes phalanges. Ainsi le Kiang du Tibet et l'Hémione de l'Iran présentent des proportions squelettiques voisines sauf en ce qui concerne le sabot (C. Groves & D. P. Willoughby, 1981, fig. 3). J'ai testé les différences de largeur relative du sabot des deux taxons : malgré la pauvreté des échantillons (tabl. 1), le t de Student est de 7,26 de sorte que la différence a plus de 99,9 % de chances d'être significative. Il semble donc que l'adaptation coureuse à des milieux ouverts, commune aux deux formes, est doublée chez le Kiang d'une adapta-

tion particulière aux déplacements sur un sol enneigé. Cet exemple est d'autant plus intéressant que Kiangs et Hémiones sont des taxons proches que certains auteurs n'hésitent pas à attribuer à la même espèce (I. E. Kouzmina *in* I. M. Gromov & G. I. Baranova, 1981 ; 335). Le même phénomène s'observe pour *E. burchelli* et *E. zebra* : les proportions des segments des membres sont voisines mais les sabots sont bien plus étroits chez *E. zebra* (fig. 2 ; tabl. I).

Tableau I. — Troisièmes phalanges antérieures d'*Equus* : indices de la largeur maximale à la largeur articulaire.

Third fore phalanges of Equus : *width indices (maximal width × 100/articular width).*

Equus actuels et fossiles	n	x̄	min.	max.	s
E. hemionus onager	11	141,3	133,3	151,3	4,64
E. kiang	5	157,7	155	161,3	2,83
E. przewalskii	20	156,7	144,4	178,3	8,88
E. burchelli boehmi	19	143,1	134,5	150	5,36
E. grevyi	23	159,4	147,6	176,9	7,61
E. zebra	16	136	123	145,9	6,96
E. africanus	5	142	131,5	157,1	9,62
E. stenonis vireti	10	150	141	160	7,76

n = nombre de spécimens ; x̄ = moyenne des indices ; min. et max. = valeurs minimales et maximales observées ; s = écart-type.

n = number of specimens ; x̄ = mean indices ; min. and max. = minimal and maximal indices ; s = standard deviation.

Un dernier caractère communément rattaché à l'environnement concerne la « constitution » leptosomique (légère) ou eurysomique (lourde) des animaux (V. Gromova, 1949*b* : 46). En partie au moins, cette constitution peut être estimée à l'aide d'indices de robustesse qui combinent des mesures de largeurs et des mesures de longueurs. Gromova accepte les idées de J. U. Duerst (1926) d'après qui la robustesse serait liée de façon complexe à un climat froid et humide tandis que la gracilité s'observerait dans des conditions chaudes et sèches. D'après mes observations, les indices de robustesse des MC sont plus élevés chez *E. burchelli*, *E. zebra* et *E. przewalskii* que chez les autres *Equus* actuels ; d'autres différences dans les proportions des métapodes distinguent également ces espèces (V. Eisenmann, 1979*b*, 1982, *sous presse* 1). Il semble difficile de rattacher ces caractéristiques aux conditions de température auxquelles sont actuellement soumis ces animaux : les métapodes des Kiangs sont presque identiques à ceux des Hémiones (et même encore plus graciles) alors que le climat des hauts plateaux tibétains est certainement plus froid que celui de l'Iran. Inversement, il n'y a probablement pas de grandes différences de température entre les régions occupées par les Zèbres de Grévy aux métapodes relativement sveltes et les Zèbres de Burchell, bien plus trapus. En revanche, l'humidité plus ou moins grande de l'environnement et de l'alimentation (V. Gromova, 1949*b* : 48) pourrait intervenir sur ces

caractères. Je ne dispose pas de données suffisantes sur les degrés de sécheresse ou d'humidité auxquels sont exposés tous les *Equus* actuels. Toutefois, il est probable que les paysages plus boisés habités par *E. burchelli* et *E. zebra* correspondent à des conditions plus humides. Dans le cas d'*E. przewalskii*, force est de constater l'association de proportions coureuses avec des os robustes qui devrait correspondre à un paysage aussi ouvert et à des conditions plus humides que ceux des Hémiones et des Kiangs.

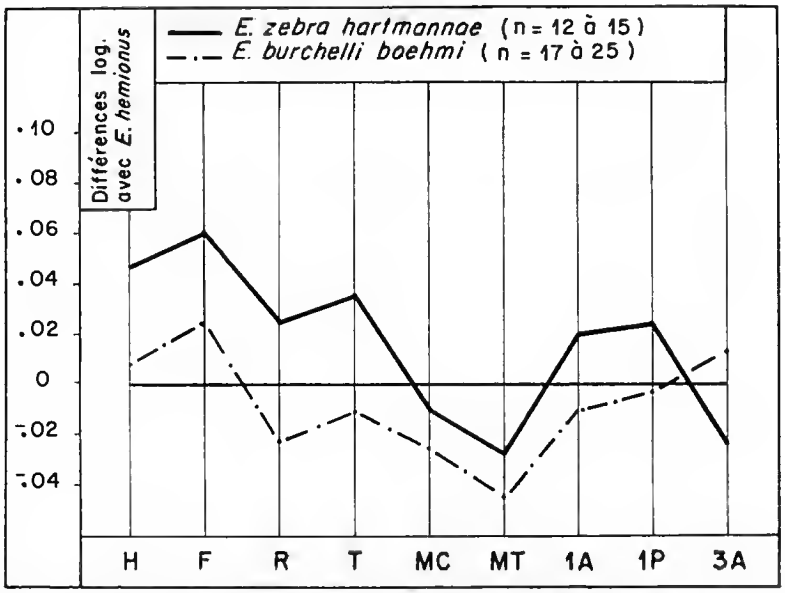


Fig. 2. — Diagrammes de Simpson des longueurs d'os des membres et de la largeur de la 3e phalange antérieure de deux Zèbres actuels. Mêmes abréviations que précédemment. En outre 1A et 1P = longueurs de la première phalange antérieure et postérieure ; 3A = largeur de la troisième phalange antérieure.

Ratio diagrams of limb-bone lengths and fore third phalanges widths for two modern Zebras. Same abbreviations as in fig. 1 and : 1A, 1P = lengths of the fore and hind first phalanges ; 3A = width of the fore third phalanx.

Au total, la largeur relative du sabot semble bien refléter la qualité meuble du sol (sabots larges chez *E. przewalskii* et *E. kiang*) et peut-être son relief (sabots étroits chez le Zèbre de montagne). La longueur relative de certains segments distaux des membres (R, T, MC, MT) semble bien refléter la nature « ouverte » du paysage (segments longs chez *E. kiang*, *E. hemionus* et *E. przewalskii* ; courts chez *E. burchelli* et *E. zebra*). Les indices de robustesse et les autres traits morphologiques des métapodes ne semblent pas en rapport avec les conditions thermiques mais reflètent peut-être la qualité sèche ou humide de l'environnement et de l'alimentation (métapodes graciles chez *E. hemionus*, trapus chez *E. burchelli* et *E. zebra*). Il faut souligner que les trois caractères (longueurs des segments distaux des membres ; étroitesse des sabots ; gracilité des os) ne sont pas nécessairement liés, non plus que les conditions écologiques qu'ils reflètent (ouverture des paysages ; dureté du sol ; sécheresse du climat et de la végétation).

II — Adaptations squelettiques chez les *Equus* fossiles intérêt paléontologique et paléoécologique

Il convient maintenant de rechercher comment ces observations actuelles peuvent nous renseigner sur les espèces fossiles, leur environnement et son évolution.

1. Caractérisation de certains *Equus*

Avant d'en venir à la Paléoécologie, il faut bien noter que tous les caractères discutés ci-dessus peuvent se montrer décisifs en Systématique. Il arrive que l'absence de crânes et le peu de différences dentaires conduisent à des identifications abusives d'espèces bien différentes. C'est ainsi que C. S. Churcher & M. L. Richardson (1978) ont récemment mis en synonymie deux espèces algériennes fossiles, *E. mauritanicus* et *E. tabeti*, avec l'espèce actuelle *E. burchelli*. En ce qui concerne *E. mauritanicus* et *E. burchelli*, la synonymie me paraît excessive mais défendable : les deux espèces sont probablement apparentées (C. Arambourg, 1955 ; V. Eisenmann, 1979*a*, 1980) ; toutes deux peuvent être facilement rattachées

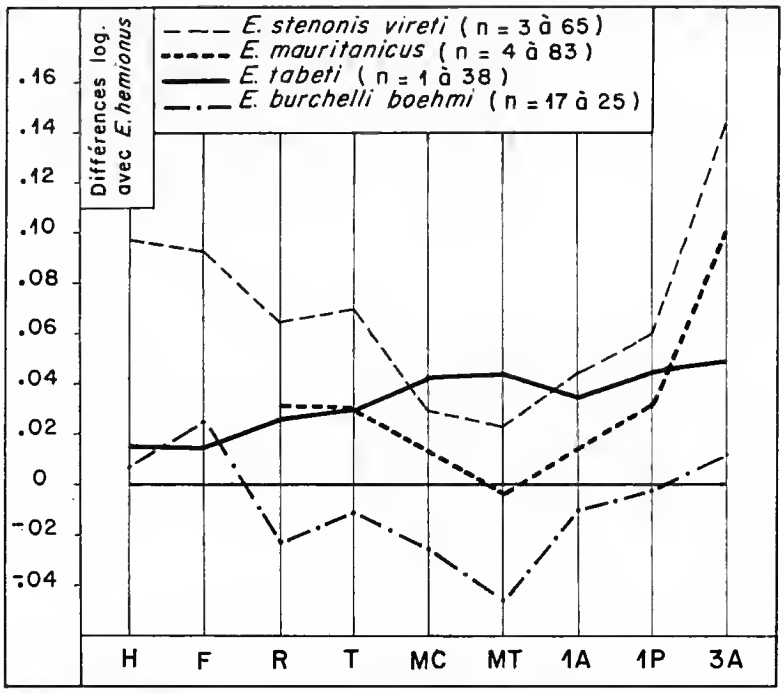


Fig. 3. — Diagrammes de Simpson des longueurs d'os des membres et des largeurs des 3e phalanges antérieures de divers *Equus* actuels et fossiles. Mêmes abréviations que dans la figure 2.

Ratio diagrams of limb-bone lengths and fore third phalanges widths for several modern and fossil Equus. *Same abbreviations as for fig. 2.*

au groupe d'*E. stenonis*. Pour ce qui est d'*E. tabeti* dont C. Arambourg (1970) avait déjà noté les caractères particuliers, la synonymie proposée par C. S. Churcher & M. L. Richardson est inacceptable : non seulement les métapodes d'*E. tabeti* sont bien plus graciles que ceux des deux autres espèces (V. Eisenmann, 1979*b*) mais les proportions des segments des membres et du sabot (fig. 3) sont, elles aussi, complètement différentes.

2. Déductions sur l'environnement de deux espèces fossiles

Il y a environ deux millions d'années, vivait en France *E. stenonis vireti*. Bien connue grâce aux travaux de J. Viret (1954) et de F. Prat (1964, 1980), cette forme trouvée à Saint-Vallier présente des métapodes massifs, des phalanges unguéales très larges (tabl. 1 ; fig. 3) et des segments de membres distaux à peu près aussi courts que ceux d'*E. burchelli* et d'*E. zebra*. L'ensemble fait envisager pour cet *E. stenonis* un environnement plutôt humide et boisé avec un terrain meuble. Ces suppositions sont en accord avec celles de B. Kurtén (1968 : 10) d'après qui la faune de Saint-Vallier indiquerait des paysages variés (bois, prairies, cours d'eau) et la flore, un climat tempéré. Les larges sabots d'*E. stenonis vireti* s'expliqueraient ainsi par un sol humide plutôt que neigeux ou sableux.

Le Cheval du Pleistocène inférieur d'Aïn Hanech, *E. tabeti*, s'oppose point par point à *E. stenonis vireti* : ses métapodes sont graciles, ses segments distaux sont encore plus allongés que ceux d'*E. hemionus* et ses sabots sont de largeur moyenne. Tout ceci évoque un environnement aride et ouvert avec un sol dur et plat, conclusions en accord avec les indications de savane ouverte données par l'étude des Bovidés (D. Geraads, 1981).

3. Déductions sur l'évolution de l'environnement au Pléistocène inférieur en Algérie

Considérons trois gisements algériens assez bien connus : Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine. Leur âge n'est pas déterminé de façon précise mais on admet en général qu'Aïn Boucherit appartient au Pliocène supérieur, Aïn Hanech au Pléistocène inférieur et Ternifine au Pléistocène moyen. Alors que Ternifine est situé à l'est de Mascara, Aïn Boucherit et Aïn Hanech appartiennent tous deux au Bassin Sétifien et sont extrêmement proches l'un de l'autre (C. Arambourg, 1970 : 18). Chaque gisement a livré des restes d'*Equus* décrits sous des noms différents, respectivement *E. numidicus*, *E. tabeti* et *E. mauritanicus*.

Les os longs d'*E. numidicus* sont trop peu nombreux pour nous informer sur ses proportions squelettiques et les phalanges unguéales sont inconnues ; nous n'avons donc pas d'indications sur la nature plus ou moins ouverte du paysage (qu'auraient suggérée les rapports des segments de membres) ni sur la qualité plus ou moins dure du sol (reflétée par la largeur des sabots). Les métapodes, en revanche, peuvent apporter quelques indications sur la sécheresse du climat. Grands, élancés, avec de forts diamètres antéro-postérieurs (V. Eisenmann, 1983 ; *sous presse* 1, 2), ils ressemblent dans les grandes lignes à ceux du Zèbre de Grévy actuel, habitant des savanes et des plaines semi-arides du Kenya, de l'Éthiopie et de la Somalie (C. S. Churcher, 1982). Ces suppositions sur la sécheresse relative d'Aïn Boucherit ne sont pas en désaccord avec le milieu de savane ouverte suggéré par l'étude des Bovidés (D. Geraads, 1981).

Pour *E. tabeti*, nous disposons de restes squelettiques plus abondants et plus complets. Les longueurs des segments de membres indiquent un animal très bien adapté à la course

en milieu ouvert (fig. 3). La largeur du sabot antérieur (estimée à partir d'une phalange postérieure) devait être moyenne, reflétant un sol plat et dur. Les métapodes, presque aussi graciles que ceux des Hémiones, sont en faveur d'un climat très sec. Par ailleurs, les ressemblances avec *E. numidicus* sont telles qu'une filiation paraît probable ; *E. tabeti* se distingue essentiellement par ses dimensions plus faibles et sa gracilité plus grande. Les deux points peuvent s'expliquer par une aridification de l'environnement survenue durant le laps de temps séparant Aïn Boucherit d'Aïn Hanech. Les Bovidés d'Aïn Hanech (D. Geraads, 1981) ne permettent pas de confirmer ce changement climatique car ils indiquent le même milieu de « savane ouverte » pour Aïn Boucherit et Aïn Hanech. En revanche, un épisode de climat aride a été constaté il y a 1,5 MA dans le Hoggar (P. Rognon *et al.*, 1981), dans l'Est Turkana (A. Vincens, 1979) et dans l'Afar (F. Gasse *et al.*, 1980). Peut-être l'*Equus* d'Aïn Hanech (dont l'âge exact est inconnu) reflète-t-il une aridification semblable en Afrique du Nord.

Le matériel de Ternifine qui représente *E. mauritanicus* est suffisant pour suggérer paysage, sol et climat. Les métapodes relativement courts et les sabots larges (fig. 3) évoquent un environnement moins ouvert et un terrain plus mou. La morphologie robuste des métapodes est en faveur d'un climat plus humide. Ces indications ne s'accordent pas avec le milieu ouvert et sec suggéré par l'étude des Bovidés (D. Geraads, 1981) ; toutefois, les restes fossiles d'*Ursus* (C. Arambourg, 1979), de *Theropithecus* (E. Delson, 1974) et de *Sus scrofa* (H. B. S. Cooke & A. F. Wilkinson, 1978) montrent que les animaux de savane ouverte et sèche n'étaient pas les seuls à habiter la région de Ternifine au Pleistocène moyen.

Alors que la proximité géographique d'Aïn Boucherit et d'Aïn Hanech permettait de conclure à une évolution du climat, l'éloignement de Ternifine permet seulement de la supposer. Si cette hypothèse est exacte, l'aridification initiale (Pléistocène inférieur) a été suivie en Afrique du Nord par une évolution vers un paysage plus fermé et plus humide (Pléistocène moyen).

4. Conclusions

Il est impossible de revenir ici sur les autres cas où l'étude des *Equus* fossiles apporte des indications sur leur environnement ou son évolution (voir notamment V. Eisenmann & C. Guérin, *sous presse*). A partir des exemples cités, nous pouvons toutefois souligner quelques points.

Les interprétations paléoécologiques fondées sur la seule présence du genre *Equus* sans analyse détaillée risquent d'être inexactes ou imprécises. *E. stenonis vireti* et *E. tabeti* ne se ressemblent guère plus qu'un Percheron et un Ane sauvage et leurs habitats étaient certainement fort différents.

Les interprétations paléoécologiques fondées sur l'analyse détaillée de caractères anatomiques font apparaître des différences entre des gisements dont l'écologie est réputée semblable. Il est encore trop tôt pour évaluer leur fiabilité mais au moins s'agit-il d'éléments nouveaux : d'après les *Equus* fossiles, Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine présentaient des différences écologiques notables que les études plus globales des faunes n'ont pas mises en évidence.

Enfin, tant en paléoécologie qu'en systématique, l'étude des os des membres se révèle extrêmement importante. Si l'étude des dents assez peu différenciées d'*E. tabeti* et d'*E. mau-*

ritanicus permet à peine de les distinguer et n'apporte guère d'indications sur leur environnement, l'examen du squelette montre à l'évidence que ce sont des espèces différentes adaptées à des conditions de vie différentes.

Conclusions générales

Alors que des études paléoécologiques brillantes s'appuient sur des modèles généralisables établis à partir de vastes ensembles fauniques (P. Andrews *et al.*, 1979), on peut hésiter à entreprendre une démarche presque opposée où l'accent est mis sur des détails anatomiques observés à l'intérieur d'un seul genre. Pour la justifier, je ferai appel à des arguments pratiques et méthodologiques. D'un point de vue pratique, il est certain qu'on ne dispose pas toujours d'un matériel suffisamment riche et varié pour se prêter aux analyses fauniques globales ; il faut bien alors tirer le meilleur parti de ce que l'on a. Il n'est pas exclu d'ailleurs que les résultats puissent rivaliser en finesse : si l'ensemble des Bovidés ne suggère pas de différences entre les paléoenvironnements d'Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine, le seul genre *Equus*, lui, en suggère. D'un point de vue théorique, la démarche appliquée ici présente un autre avantage. Là où les interprétations fauniques projettent un éventail de modèles actuels sur les données fossiles et recherchent le modèle le plus concordant, l'étude des adaptations squelettiques tente en plus d'expliquer ce qu'elle constate ou, au moins, d'établir une relation précise entre un trait anatomique et un facteur écologique qui restent distincts des autres traits et facteurs. La finesse de l'examen amène à dissocier des facteurs comme la sécheresse, la dureté du sol et l'absence de couverture végétale parce que les caractères anatomiques correspondants (gracilité, étroitesse des sabots, proportions coureuses des membres) peuvent aussi être dissociés. L'étude d'un groupe systématique restreint ne tolère pas les approximations et les généralisations abusives. Alors que le genre *Equus* est souvent considéré comme indiquant un milieu ouvert, assez aride et plutôt chaud, un travail à un niveau spécifique oblige rapidement à remarquer que deux espèces (*E. przewalskii* et *E. kiang*) peuvent passer de longs mois sous la neige et que les habitats d'*E. hemionus* et d'*E. zebra* n'ont pas grand chose en commun. Dans la mesure où l'extrapolation au matériel fossile n'est pas fondée sur une détermination taxonomique, toujours grossière ou incertaine, mais sur la présence de caractères anatomiques précis et, autant que possible, signifiants d'un point de vue fonctionnel, les interprétations paléoécologiques à partir d'un groupe zoologique restreint sont certainement très prometteuses. Ainsi notre démarche limitée mais fine complète les études globales de faunes et aborde un peu plus l'aspect causal des problèmes paléoécologiques.

Remerciements

Ce travail s'inscrit dans le cadre de la RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieux ». Il a bénéficié des suggestions et critiques de nombreux collègues et amis dont L. Ginsburg, S. Hazout et L. Radinsky. Les graphiques sont l'œuvre de F. Pilard que je remercie vivement ainsi que E. Molin pour son efficace collaboration.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrews, P., J. M. Lord & E. M. Nesbit-Evans, 1979. — Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biol. J. Linn. Soc.*, London, **11** : 177-205.

Arambourg, C. 1955. — Le gisement préhistorique de Ternifine. *Bull. trimest. Soc. Géogr. Archéol. Oran*, (235) : 3-7.

— 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 7e sér., **10** : 128 p., 67 fig., 24 pl., 57 tabl.

† Arambourg, C., 1979. — Mise au point de L. Ginsburg — Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). Mém. Éd. Fondation Singer-Polignac, Paris : 1-141, pl. 25-61, tabl.

Churcher, C. S., 1982. — Grevy's, the other Zebra. *Swara*, Magazine of the East Afr. Wild Life Soc., **5** (1) : 12-18, fig.

Churcher, C. S., & M. L. Richardson, 1978. — Equidae. *In* : Evolution of African Mammals, V. J. Maglio & H. B. S. Cooke Eds. Cambridge, Harvard Univ. Press : 379-422, 8 fig., 2 tabl.

Cooke, H. B. S., & A. F. Wilkinson, 1978. — Suidae and Tayassuidae. *In* : Evolution of African Mammals, V. J. Maglio & H. B. S. Cooke Eds. Cambridge, Harvard Univ. Press : 435-482, 13 fig., 3 tabl.

Delson, E., 1974. — Preliminary review of Cercopithecid distribution in the circum mediterranean region. *Mém. Bur. Rech. géol. & minières*, Paris, 78, **1** : 131-135, 2 tabl.

Duerst, J. U., 1926. — Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Saügern. *Arbeitsmeth., Abderhalden*, Abt. VII, **2** : 200.

Eisenmann, V., 1979*a*. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C.r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 497-500, 3 fig.

— 1979*b*. — Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, Lyon, n° 12 (fasc. 6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.

— 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Paléont.*, CNRS Éd., Paris : 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.

— 1983. — Family Equidae. *In* : Koobi Fora Research Project vol. 2 : Plio-Pleistocene Ungulates from east of Lake Turkana. Part 1 : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae. J. M. Harris Ed., Clarendon Press, Oxford : 156-214, 10 fig., 10 pl., 22 tabl.

— *sous presse* 1. — Indications paléoécologiques fournies par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d'Afrique. *In* : Coll. Intern. « L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène », Paris 1981.

— *sous presse* 2. — Les Équidés d'Ubeidiya. *Mém. Trav. Centre Rech. préhist. fr.*, Jérusalem, n° 6.

Eisenmann, V., & A. Karchoud, 1982. — Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, sect. C, (1-2) : 75-103, 12 fig., 5 tabl.

Eisenmann, V., & C. Guérin, *sous presse*. — Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. Premier Congrès international de Paléoécologie, Lyon, 1983.

Gasse, F., O. Richard, D. Robbe, P. Rognon & M. A. J. Williams, 1980. — Évolution tectonique et climatique de l'Afar central d'après les sédiments plio-pléistocènes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., **22** (6) : 987-1001, 6 fig., 1 tabl.

Geraads, D., 1981. — Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, sect. C, (1) : 47-86, 5 pl.

GRAY, J., 1959. — How animals move. Penguin books, 144 p., 52 fig., 18 fig. h.t.

GREGORY, W. K., 1912. — Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *N. Y. Acad. Sci. Annls*, **22** : 267-294, pl. 34.

GROMOV, I. M., & G. I. BARANOVA, Eds, 1981. — Catalogue des Mammifères de l'URSS. Nauka, Leningrad, 456 p. (en russe).

GROMOVA, V., 1949*a*. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast'1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (1) : 373 p., 53 fig., 8 pl., 20 tabl.

— 1949*b*. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast'2. Evoljutsija i klasifikatsija roda. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (2) : 162 p., 15 fig., 30 tabl.

GROVES, C. P., 1974. — Horses, Asses and Zebras in the Wild. David & Charles Eds, London : 192 p., 12 fig., 16 pl.

GROVES, C. P., & D. P. WILLOUGHBY, 1981. — Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus *Equus*. 1. Subgeneric classification of the recent species. *Mammalia*, Paris, **45** (3) : 321-354, 14 fig., 8 tabl.

JOUBERT, E., 1972. — The social organization and associated behaviour in the Hartmann Zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua*, ser. I, (6) : 17-56, 15 fig., 9 phot.

KINGDON, J., 1979. — East African Mammals : an atlas of evolution in Africa. Academic Press, London, vol. III B (Equids) : 120-179, fig.

KURTEN, B., 1968. — Pleistocene Mammals of Europ. *In* : The World Naturalist. Weidenfeld & Nicholson Eds. London : 317 p., 111 fig., 15 tabl.

MOHR, E., 1971. — The asiatic wild horse. J. A. Allen Ed. London : 124 p., 100 fig.

OSBORN, H. F., 1929. — The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *Monogr. U.S. geol. Surv.*, Washington, **55** (1) : 701 p., 639 fig., 42 pl. ; (2) : 703-894, fig. 640-760, pl. 42-236.

PRAT, F., 1964. — Contribution à la classification des Équidés villafranchiens. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, (101) : 14-32, 2 pl., 3 tabl.

— 1980. — Les Équidés villafranchiens en France, Genre *Equus*. *Cah. Quaternaire*, Paris, n° 2 : 290 p., 55 fig., 46 tabl.

ROGNON, P., Y. GOUBINARD & Y. BANDET, 1981. — Un épisode de climat aride dans l'Atakor (Hoggar) vers 1,5 MA (datation K/Ar) et sa place dans le contexte paléoclimatique du Plio-Pléistocène africain. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **23** (4) : 313-318, 1 fig., 1 tabl.

SELOUS, F. C., 1902. — Les Équidés, Chap. 12, *In* : Les animaux vivants du monde. C. J. Cornish Éd. Flammarion : 189-206, 26 fig.

VINCENS, A., 1979. — Analyse palynologique du site archéologique FxJj 50. Formation de Koobi Fora. Est Turkana. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., **21** (3) : 343-347, 1 fig., 5 tabl.

VIRET, J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 200 p., 43 fig., 33 pl.

WILLOUGHBY, D. P., 1974. — The empire of *Equus*. Barnes Ed. New York : 475 p., 251 fig., 31 tabl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, nº 2 : 197-208.

Atlantidosteus hollardi n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien

par Hervé Lelièvre

Résumé. — Un nouveau Brachythoraci primitif du Dévonien inférieur (Emsien) du Maroc est décrit. Les éléments sensoriels de la plaque sousorbitaire sont analysés et permettent de proposer une nouvelle hypothèse de phylogénie des Brachythoraci.

Abstract. — A new brachythoracid is described from the lower Devonian (Emsian) of the presaharian Morocco. On the basis of a new interpretation of the sensory lines of the cheek plates, a new scheme of the brachythoracid interrelationships is proposed.

H. Lelièvre, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Cadre géologique

Le matériel qui fait l'objet de cet article provient de récoltes faites par J. P. Lehman en 1966 dans le domaine de l'anti-atlas présaharien, dans les régions d'Akka et d'Assa (fig. 1). Ces récoltes ont été faites en compagnie du regretté H. Hollard dont les notes de terrain m'ont été aimablement transmises par S. Willefert et J. Drot. Quelques pièces de ce matériel avaient été préalablement mentionnées par J. P. Lehman (1976, 1977).

Le matériel actuellement dégagé a révélé l'existence de plusieurs nouveaux Brachythoraci qui proviennent tous de l'Emsien supérieur. La position stratigraphique exacte de ces pièces est connue grâce à une abondante microfaune qui contient, entre autres, de nombreux conodontes. Ces derniers ont été déterminés par P. Bultynck (Bruxelles) qui a reconnu les formes suivantes :

— *Latericriodus* aff. *L. beckmanni*
— *Caudicriodus* ? *culicellus*
— *Icriodus fusiformis*
— *Icriodus corniger ancestralis*
— *Icriodus rectirostratus*
— *Polygnathus linguiformis bultyncki.*

L'association de ces Icriodides, que l'on rencontre dans la partie inférieure et moyenne de la Grauwacke de Hierges, est à situer dans la zone à *Polygnathus laticostatus*. Elle est présente jusqu'à la base des couches à *Sellanarcestes weckenbacki*.

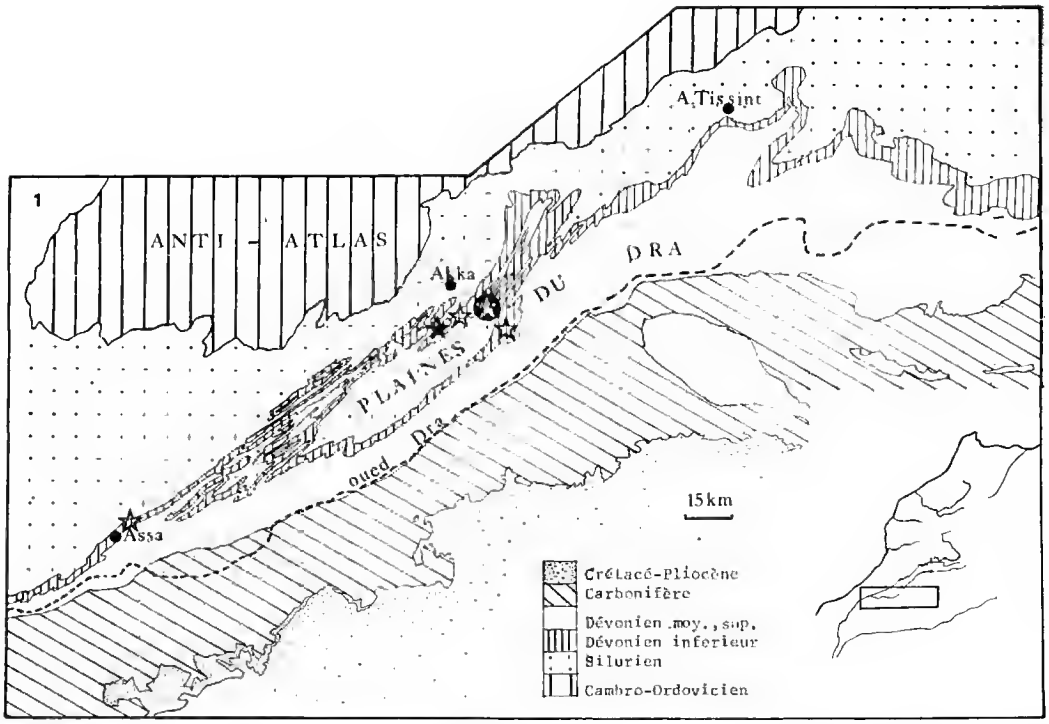


Fig. 1. — Carte géologique simplifiée, d'après les cartes géologiques au 1/200 000e éditées par le Service Géologique du Maroc : feuille Foum el Hassane, Assa : *Notes Mém.*, 163 ; feuille Akka, Tafagount-Tata, *Notes Mém.*, 159 ; feuille Agadir Tissint, Oued Zemoul, *Notes Mém.*, 219. Les points fossilifères ont été reportés d'après les notes de terrain de H. Hollard.

☆ Emsien supérieur ; étoile blanche sur fond noir : Dévonien moyen ; ★ Dévonien supérieur.

L'Emsien supérieur a livré *Atlantidosteus hollardi* et un Homostéide n.g., n. sp. (*Tityosteus* sp., *in* Lehman, 1976, fig. 1, pl. I, fig. D, E). Au Dévonien moyen : l'Eifélien a livré une mâchoire d'*Onychodus* (Lehman, 1976, pl. II, fig. C, D), une médiane dorsale fragmentaire et une plaque dorsolatérale postérieure (Lehman, 1976, pl. I, fig. C) [ces plaques sont probablement à rapporter, ainsi que celles figurées *in* Lehman, 1977 (pl. I, fig. A, B) provenant de l'Oued Chebbi, à l'Homostéide n. g., n. sp.], des aiguillons de *Machaeracanthus* (Lehman, 1976, pl. I, B) ; le Givétien a livré des restes de ?*Eastmanosteus* sp. (Lehman, 1976, pl. IV, fig. A, D, fig. 6, 7 ; pl. V) et d'un Coccostéomorphe indet.

Hormis ces conodontes, d'autres groupes sont représentés : Ostracodes, Scolécodontes, Gastéropodes et Trilobites.

Cet ensemble est associé à des écailles et à des dents, soit d'Elasmobranches soit d'Acanthodiens, mais aussi à quelques fragments tuberculés que l'on peut rapporter à un Rhénanide. La macrofaune se compose essentiellement de Brachythoraci proches des Homosteides s.l. Ces nouvelles formes du Maroc sont généralement de grande taille, et la région postérieure ainsi que le bord latéral de leur toit crânien est long.

Liste des abréviations

a.d, angle dorsal des plaques latérale antérieure et sousorbitaire ;
a.pl, angle latéral postérieur de la plaque marginale postérieure ;
b.pto, bord postorbitaire et sillon en contact avec la plaque postorbitaire ;
b.v, bord ventral des plaques sousorbitaire et latérale antérieure ;
c.art, surface d'articulation pour la plaque postorbitaire du toit crânien ;
cr.lg, crête linguiforme ;
cu.so, cupule sensorielle ;
e.o, encoche orbitaire ;
f.am, fosse pour le muscle adducteur de la mandibule ;
f.pr.pto.pt, fosse pour le processus postorbitaire postérieur de l'endocrâne ;
f.spect, fosse suprapectorale ;
g.n.md, gouttière pour le passage du rameau nerveux mandibulaire ;
g.n.mx. + *n.l*, gouttière pour le passage du rameau nerveux mandibulaire et le nerf latéral ;
g.n.mx + *n.md*, gouttière pour le passage des rameaux nerveux mandibulaire et maxillaire ;
l.pto, lame postérieure de la plaque sousorbitaire ;
l.sbr, lame suprabrachiale ;
l.so, lame sousorbitaire ;
s.att.aup, surface d'attache pour la région autopalatine ;
s.att.pq, surface d'attache pour la région métaptérygoïdienne ;
s.c.ADL, surface de contact pour la plaque dorsolatérale antérieure ;
s.c.IL, surface de contact pour la plaque latérale intérieure ;
s.c.PL, surface de contact pour la plaque latérale postérieure ;
s.i.o, sillon sensoriel infraorbitaire ;
s.i.o.sb, branche sousorbitaire du sillon sensoriel infraorbitaire ;
s.r.M, surface recouverte par la plaque marginale ;
s.r.PNu, surface recouverte par la plaque paranuchale ;
s.pm, sillon sensoriel postmarginal ;
s.sor, sillon sensoriel supraoral ;
s.s.po, sillon sensoriel postsuborbitaire.

Systématique et description

Classe : Placodermi McCoy, 1848

Ordre : Arthrodira Woodward, 1891

Sous-Ordre : Brachythoraci Gross, 1932

Famille : indet.

Genre : **ATLANTIDOSTEUS** n. g.

Définition : provisoirement identique à celle de l'espèce-type (genre monospécifique).

Origine du nom : de Atlantide, continent imaginaire situé aux confins du Sahara (« L'Atlantide » de P. Benoit).

Espèce-type : *Atlantidosteus hollardi* n. g., n. sp.

Atlantidosteus hollardi n. g., n. sp.

Définition : Brachythoraci de dimensions importantes et dont la plaque sousorbitaire possède les caractères suivants : la lame sousorbitaire est fortement incurvée en direction médiale, la lame postorbitaire est haute, l'ornementation est composée de très petits tubercules.

Holotype : plaque sousorbitaire droite, collection du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, nº MCD 60.

Autre matériel : plaque postmarginale droite (MCD 61) ; plaque latérale antérieure droite (MCD 74). Les trois plaques qui représentent cette nouvelle espèce étaient associées dans le même bloc fossilifère et je les considère comme appartenant au même individu.

Localité-type : flanc de la morsakhsaï à Akka-n-Harouch.

Niveau-type : Emsien supérieur, zone à *Polygnathus laticostatus*, base de la couche à *Sellanarcestes weckenbacki*.

Origine du nom : cette espèce est dédiée à H. Hollard qui fut Directeur du Service géologique du Maroc et qui participa à la découverte de ce matériel.

L'holotype d'*Atlantidosteus hollardi* est une plaque sousorbitaire droite dont il manque la partie antérieure de la lame sousorbitaire (*l.so*) ainsi que la partie postérieure et moyenne de la lame postorbitaire (*l.pto*) (fig. 2 A-C ; pl. I A-B).

En vue externe, la lame postorbitaire est couverte de tubercules de très petite taille. La partie inférieure de la plaque, au départ de la lame sousorbitaire, est marquée par une dépression irrégulière, avec des traces de restauration osseuse qui évoquent la cicatrice d'une blessure : en effet, ni la position externe et inférieure de cette dépression, ni son irrégularité ne semblent liées à une fonction anatomique connue.

La lame postorbitaire (*l.pto*) est fortement courbée en direction médiale, son bord supérieur est creusé par un sillon qui marque le contact entre la plaque sousorbitaire et la plaque postorbitaire du toit crânien (*b.pto*). La lame sousorbitaire (*l.so*) est rectiligne et son épaisseur diminue vers l'avant. Deux sillons sensoriels creusent la surface externe : le sillon sensoriel infraorbitaire (*s.i.o*) et sa partie supraorbitaire (*s.i.o.sb*), ainsi que le sillon sensoriel supraoral (*s.sor*) ; ces sillons sensoriels ne confluent pas. En direction postérodorsale, il existe une série de cupules et de courts sillons sensoriels qui correspondent à ceux qui ont été décrits chez *Buchanosteus* (Young, 1979, fig. 13) ou au sillon sensoriel postorbitaire (*ps.oc* ; Miles, 1971, fig. 33 A) d'*Holonema westolli*. Le sillon sensoriel infraorbitaire et sa branche supraorbitaire forment un angle fermé, cet angle est généralement plus ouvert chez *Buchanosteus* (Young, *op. cit.*) ou chez *Dicksonosteus* (Goujet, 1975, fig. 2A). La disposition présente chez *Atlantidosteus* est plus proche de celle d'*Homosteus* (Heintz, 1934, fig. 22 B). La partie sousorbitaire de ce sillon infraorbitaire est doublée ventralement par une série de trois petites cupules sensorielles.

La face viscérale (fig. 2 B, C ; pl. I, A) ne conserve aucun reste d'élément osseux ayant appartenu au palatocarré. On peut cependant repérer la surface d'attache de celui-ci et ainsi localiser sa position. Mais on ne peut savoir si les deux ossifications (autopalatin et carré) formaient ou non un seul élément comme c'est le cas pour *Holonema westolli* (Miles, 1971) ou pour *Dicksonosteus arcticus* (Goujet, 1975, fig. 2 A, C). Deux surfaces d'attache sont visibles, l'une pour la région métaptérygoïdienne (*s.att.pg*), l'autre pour la région

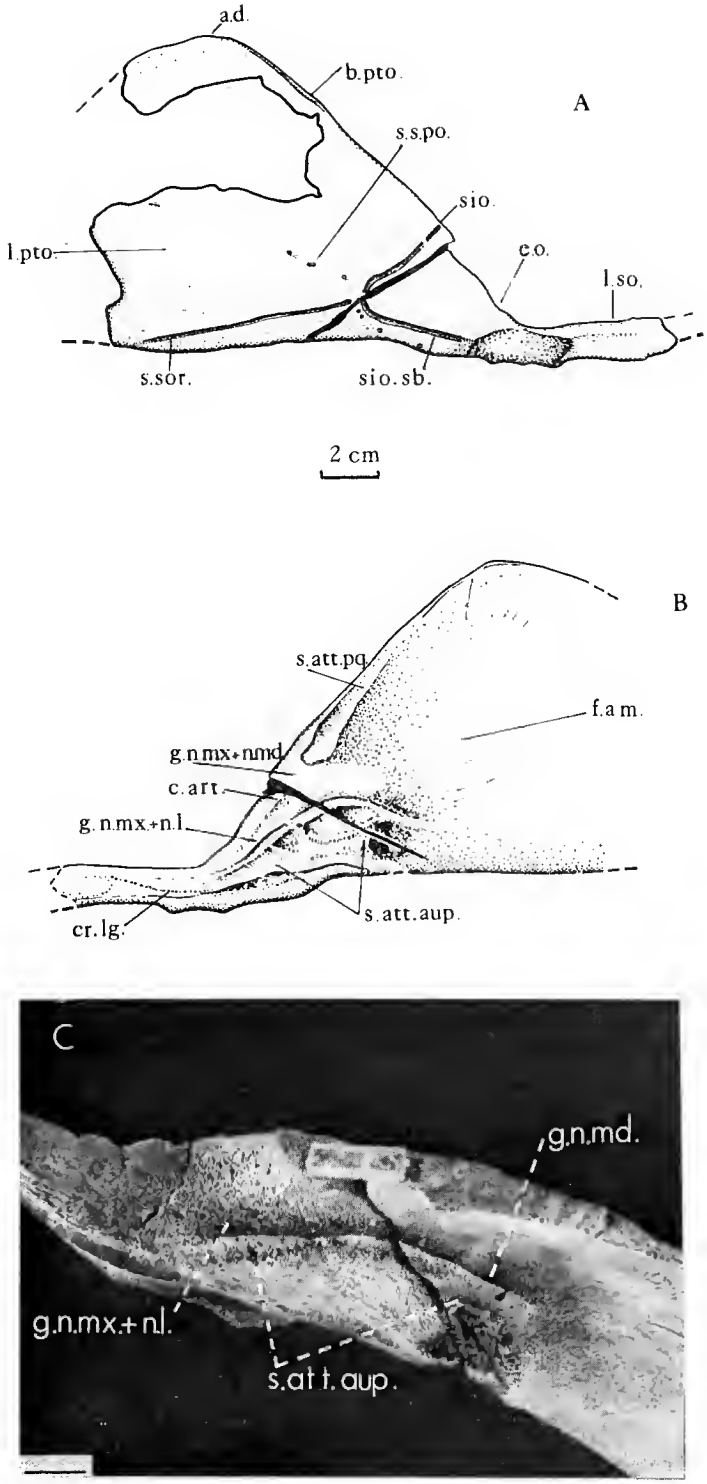


Fig. 2. — *Atlantidosteus hollardi*, holotype, plaque sousorbitaire droite, MCD 60. A, vue externe ; B, vue interne ; C, vue supérieure oblique de la région moyenne (échelle, 1 cm).

autopalatine (*s.att.aup*). La première est située sur le bord antérieur de la lame postorbitaire, en arrière de l'encoche orbitaire (*e.o*). C'est une surface allongée dorsoventralement. La seconde (*s.att.aup*) est plus ventrale et étirée antéro-postérieurement. Entre ces deux surfaces, l'os est déprimé en une gouttière pour le passage des rameaux nerveux maxillaire et mandibulaire (*g.n. mx + md*). Chez *Dicksonosteus arcticus*, le canal nerveux est endodermique (Goujet, 1975, 1978) et chez *Buchanosteus* (Young, 1979), il existe deux canaux séparés pour chacun des rameaux maxillaire et mandibulaire. Par contre, il semble qu'il y ait, comme chez *Buchanosteus*, une surface articulaire (*c. art*) pour le processus dermique postérieur de la plaque postorbitaire, bien que chez *Atlantidosteus* ce contact ne soit conservé que partiellement (fig. 2 B). Sur la surface d'attache pour l'autopalatin, plusieurs traces peuvent être interprétées comme le trajet de vaisseaux ou de nerfs. Dans la partie dorsale de cette surface d'attache (fig. 2 B, C) l'os dermique est déprimé en un sillon à la surface duquel s'ouvrent plusieurs foramens. Ce sillon est le trajet qu'empruntait le nerf latéral qui innervait à ce niveau le sillon sensoriel infraorbitaire et sa partie sousorbitaire, mais aussi, comme le supposent Young (1979 : 335) ou Miles (1971 : 135) celui du nerf maxillaire (*g.n.mx + n.l.* ; fig. 2 B, C). Le nerf mandibulaire suivait la gouttière (*g.n.md* ; fig. 2 C) qui se dirigeait postérieurement vers la fosse pour le muscle adducteur de la mandibule (*f. am*, fig. 2 B).

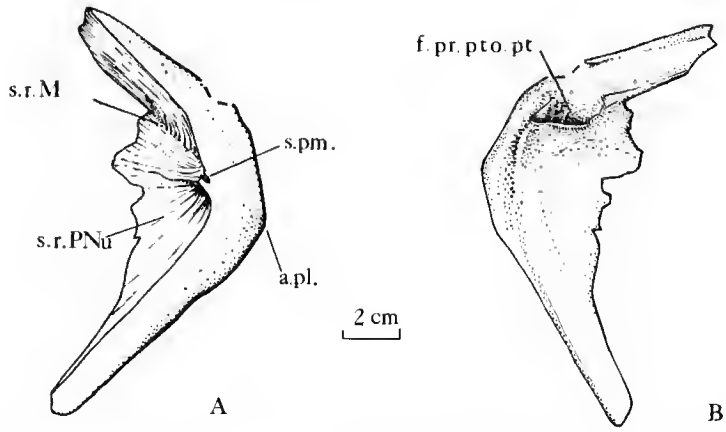


Fig. 3. — *Atlantidosteus hollardi*, plaque postmarginale droite, MCD 61. A, vue externe ; B, vue interne.

Plaque postmarginale, PM (fig. 3 A, B, pl. I C, D) : La face externe de cette plaque est marquée par un court sillon postmarginal (*s.pm*). Deux surfaces de recouvrement sont visibles. La plus ventrale pour la plaque marginale (*s.r.M*), l'autre plus dorsale pour la plaque paranuchale (*s.r.PNu*). Le sillon postmarginal permet d'orienter correctement la plaque. Sur la face interne, il existe une fosse pour le processus postorbitaire postérieur de l'endocrâne (*f.pr.pto.pt*).

Plaque latérale antérieure, AL (fig. 4 A, B) : Cette plaque latérale antérieure droite, incomplète dans sa partie la plus dorsale, présente un angle dorsal (*a.d*) situé assez haut comme c'est le cas pour *Buchunosteus* (White & Toombs, 1972, fig. 18) ou pour *Arenipiscis*

(Young, 1981, fig. 8 A, B). Par contre, on ne peut préciser l'importance du processus obstantique qui ne semble pourtant pas avoir été très développé, à la différence des deux genres précités. La lame infraobstantique ne s'infléchit pas, elle est marquée dans son quart inférieur par l'aire de contact avec la plaque interolatérale (*s.c.IL*). L'orientation très oblique du bord ventral (*b.v.*) de la plaque permet de supposer une ouverture de la fenêtre pectorale, qui semble être aussi confirmée par l'orientation de la surface de contact pour la postérolatérale (*s.c. PL*) sur la face interne de la plaque latérale antérieure. La partie ventrale de cette aire de contact constitue en fait le bord naturel de la plaque, qui, vers l'avant, est excavé par la fosse suprapectorale (*f. spect.*).

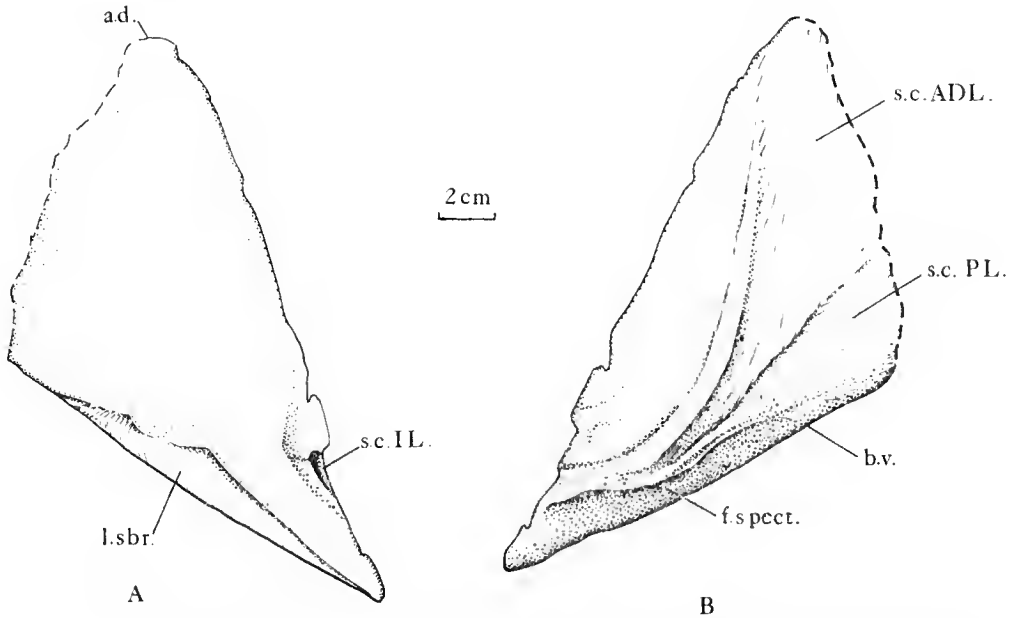


Fig. 4. — *Atlantidosteus hollardi*, plaque latérale antérieure droite, MCD 74. A, vue externe ; B, vue interne.

Conclusions

Deux points seront analysés dans ces conclusions afin de définir la position phylogénétique d'*Atlantidosteus hollardi*. Le premier concerne la structure de la plaque sousorbitaire ; le second l'ouverture probable de la fenêtre pectorale.

A. Les caractères de la plaque sousorbitaire d'*Atlantidosteus* que l'on peut retenir sont les suivants :

a — la lame postorbitaire est haute (*l.pto*) ;

b — la lame sousorbitaire est longue (*l.so*) ;

c — l'angle formé par le sillon infraorbitaire (*s.i.o*) et sa branche sousorbitaire est fermé (*s.i.o. sb*).

La hauteur de la lame postorbitaire (a), et sa courbure accusée en direction médiale semblent caractéristiques d'*Atlantidosteus* et sont retenues dans sa définition.

Les autres caractères (b et c) présents sur la plaque sousorbitaire indiquent qu'*Atlantidosteus* est un Brachythoraci. Ils sont d'ailleurs retenus par Miles & Dennis (1979), Dennis-Bryan & Miles (1983), Young (1981).

Nous discuterons cependant le tracé des sillons sensoriels sur cette plaque. Leur disposition chez les Brachythoraci est en général la suivante : la branche postorbitaire du sillon sensoriel infraorbitaire (*s.i.o*) et sa branche sousorbitaire (*s.i.o. sb*) sont en continuité et suivent le bord ventral de l'orbite. Le confluent avec le sillon sensoriel supraoral (*s.sor.*) marque la limite entre les deux précédents ; ce dernier sillon se dirige postéroventralement vers le bord ventral de la plaque sousorbitaire. Le sillon sensoriel postsuborbitaire n'est présent que sur la plaque postsuborbitaire où son tracé est presque vertical.

Font exception à ce schéma : *Buchanosteus*, *Homosteus*, *Atlantidosteus*, *Holonema*, *Goodradigbeeon*, *Taemasosteus* (White, 1978) et *Livosteus* (Obruchevа, 1962) qui, à part ce dernier, sont tous considérés comme des Brachythoraci primitifs.

On pourrait aussi considérer *Livosteus* comme un Brachythoraci primitif, car l'étendue de la surface de recouvrement de la plaque sousorbitaire avec le toit crânien évoque celle d'*Homosteus* ; de même, la plaque nuchale est longue et relativement étroite.

La disposition des sillons sensoriels sur la plaque sousorbitaire des Brachythoraci primitifs diffère du schéma classique sur trois points :

1 — Il n'y a pas de confluent entre le sillon sensoriel supraoral et l'ensemble du sillon sensoriel infraorbitaire ;

2 — L'angle formé par les deux branches de ce dernier sillon peut être plus ou moins fermé : c'est le cas chez *Atlantidosteus*, *Homosteus*, *Goodradigbeeon*, *Taemasosteus*. Seul *Buchanosteus* conserve un angle plus ouvert. Cette disposition pourrait être liée à celle de la plaque postorbitaire du toit crânien et donc à celle de l'orbite.

3 — La présence, chez *Buchanosteus*, *Atlantidosteus*, *Goodradigbeeon* et *Taemasosteus*, d'une série de courts sillons sensoriels ou de cupules plus ou moins alignés dans la moitié dorsale de la plaque sousorbitaire est interprétée comme homologue de la ligne postsuborbitaire d'*Holonema westolli* (Miles, 1971, fig. 32 A, 33 A). Ce sillon n'existe pas sur la plaque sousorbitaire des Eubrachythoraci chez qui son trajet ne déborde pas les limites de la plaque postsuborbitaire (*p.so*, Miles, 1966, fig. 22 A, 23). Cette disposition permet de distinguer deux ensembles monophylétiques (fig. 5).

Ce schéma appelle une remarque à propos des caractères 17 et 20 de Dennis & Miles (1979), qui sont la présence d'une lame sousorbitaire longue (17) et celle d'une crête linguiforme sur la face interne de cette lame (20). Pour ces auteurs, ces caractères définissent les Brachythoraci. Ils contredisent la monophylie des Brachythoraci primitifs telle que nous venons de la présenter : en effet, *Holonema*, *Buchanosteus*, *Taemasosteus* et *Goodradigbeeon* ne présentent pas les caractères 17 et 20 en question. C'est pourquoi nous proposons de les redéfinir de la façon suivante :

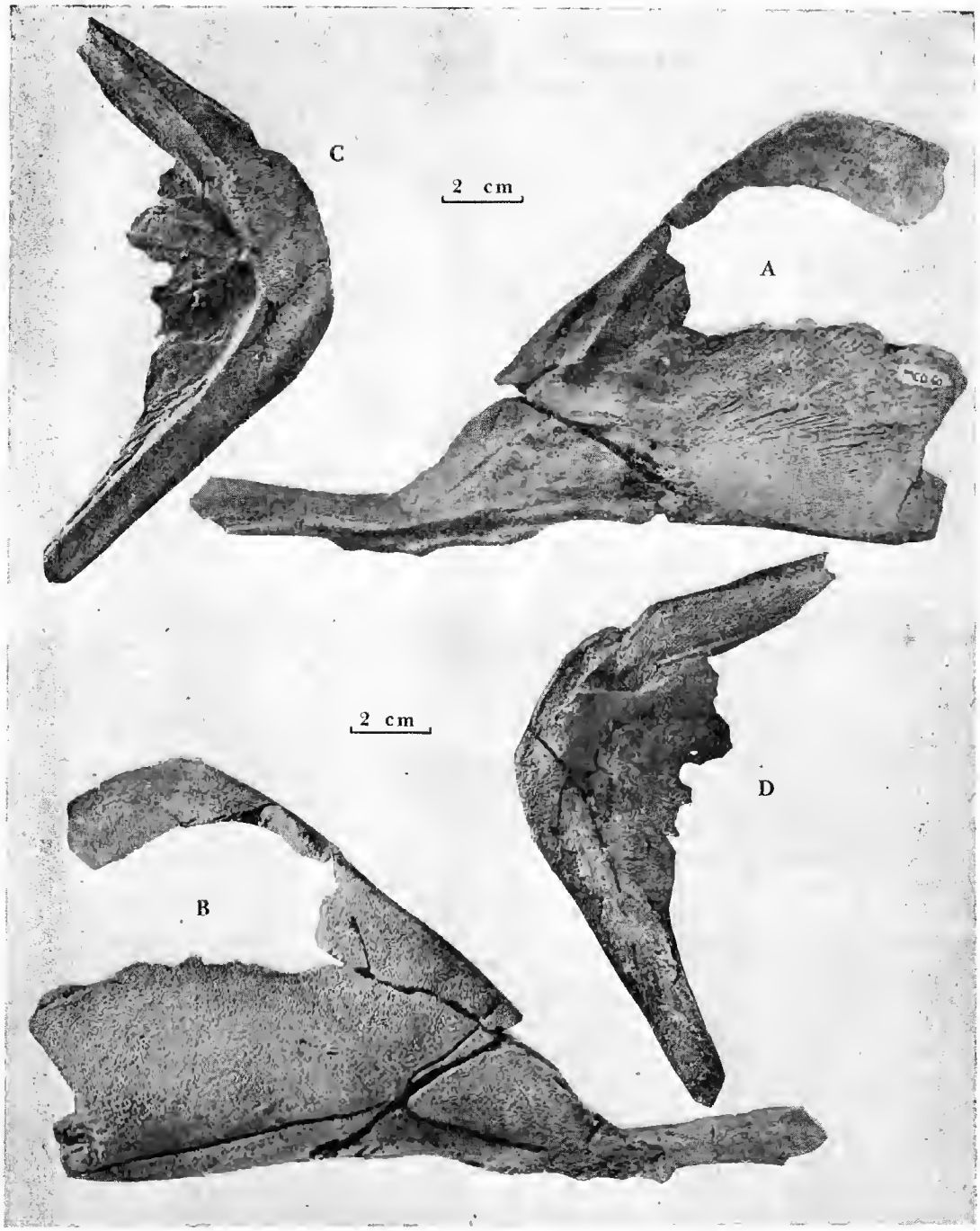


Planche I. — *Atlantidosteus hollardi*, holotype, plaque sousorbitaire, MCD 60. A, vue interne, B, vue externe ; C, D, plaque postmarginale droite, vues externe (C) et interne (D).

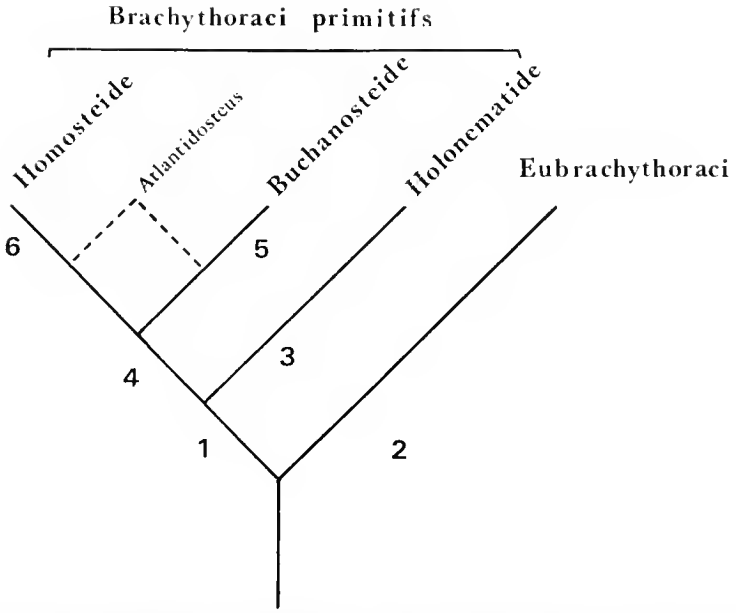


Fig. 5. — Hypothèse sur les relations phylétiques des Brachythoraci : 1. Ligne sensorielle postsousorbitaire sur la plaque sousorbitaire. 2. Ligne sensorielle postsousorbitaire sur la plaque postsousorbitaire. 3. Ornementation dermique en rides. 4. Plaque latérale antérieure à angle dorsal placé haut. 5. Forme des plaques préorbitaires ; position et forme des plaques rostrale et pinéale (*in* Young, 1979 : 345). 6. Plaque ventrolatérale antérieure à bord postérieur droit.

— chez tous les Arthrodires, il existe une lame sousorbitaire dont la longueur est variable, ce qui ne constitue pas un caractère bien tranché ; elle existe d'ailleurs chez *Dicksonosteus* (Goujet, 1975).

— quant à la crête linguiforme, elle est à l'évidence toujours présente puisque tous les Arthrodires possèdent un palatocarré dont le bord ventral repose sur cette crête. La particularité des Brachythoraci consiste dans son développement très important, qui aboutit à un processus linguiforme bien individualisé.

B. Au sein des Arthrodires, les Pachyostéomorphes (*sensu* Stensiö, 1959, 1963, 1969) mis à part, la fenêtre pectorale n'est ouverte que chez les Homostéides, les Titanichthyides et probablement aussi les Hétérostéides. L'organisation de ces trois groupes exclut que l'on puisse leur supposer une proche parenté. Ceci conduit, par contre, à envisager que l'ouverture de la fenêtre pectorale s'est effectuée indépendamment, et par deux fois au moins, chez les Arthrodires dont la cuirasse du tronc n'a pas la même organisation.

Pour les Pachyostéomorphes, il est probable que l'ouverture de la fenêtre pectorale s'est produite par perte du contact entre les plaques latérale postérieure et ventrolatérale postérieure. Mais chez les Homostéides et les Hétérostéides, on ne peut retenir un tel processus d'ouverture puisqu'aucune plaque ventrolatérale postérieure n'a été décrite dans ces groupes. De plus, la disparition de la plaque latérale postérieure d'*Homosteus* peut être

considérée comme une autapomorphie de ce genre. Chez *Titanichthys termieri* (Lehman, 1956), bien qu'aucune plaque ventrolatérale postérieure n'ait été signalée, il existe une surface de contact sur le bord postérieur de la plaque ventrolatérale antérieure, ce qui implique son existence (observation personnelle sur le spécimen du MNHN, Paris). Chez *Titanichthys*, la fenêtre pectorale se serait ouverte selon le schéma classique des Pachyostéomorphes.

Il reste qu'*Homosteus* présente, comme une autre forme du Maroc non encore décrite, le même caractère dérivé : une plaque ventrolatérale antérieure à bord postérieur droit. Ce caractère peut être retenu comme une synapomorphie des Homostéides s.l. (caractère 6, fig. 5) (*Homosteus*, *Taemasosteus*, *Tityosteus*), desquels nous éliminons *Euleptaspis*. En effet, les observations effectuées sur le matériel du Spitsberg (D. Goujet, *comm. pers.*) montrent que celui-ci possède, entre autres caractères l'excluant des Homostéides, une plaque médiane dorsale longue et une plaque ventrolatérale postérieure.

Malgré son état fragmentaire, le matériel d'*Atlantidosteus* apporte quelques éléments importants pour l'analyse des Brachythoraci primitifs et celle de la diversification du groupe. Les caractères discutés permettent d'envisager *Atlantidosteus* comme le groupe-frère des Homostéides. Mais cette hypothèse devra être précisée par l'étude d'un matériel plus complet.

Remerciements

Je tiens à exprimer mes remerciements à D. Goujet qui a relu et critiqué le manuscrit, Mlles Drot et Willefert qui m'ont communiqué les notes de terrain de H. Hollard, P. Bultynck qui a déterminé les Conodontes, ainsi qu'à D. Serrette pour les photographies et à O. Poncy pour la réalisation technique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Dennis, K., & R. S. Miles, 1979. — A second eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **67** : 1-29.

Dennis-Bryan, K., & R. S. Miles, 1983. — Further eubrachythoracid arthrodires from Gogo, Western Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **77** : 145-173.

Goujet, D., 1975. — *Dicksonosteus*, un nouvel Arthrodire du Dévonien du Spitsberg. Remarques sur le squelette viscéral des Dolichothoraci. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, Paris, n° 218 : 81-99.

— 1978. — Arthrodires Dolichothoraci du Dévonien inférieur du Spitsberg : anatomie, phylogénie, environnement. Thèse Doctorat d'État, Paris, Univ. P. & M. Curie, ronéotypée, 273 p.

Gross, W., 1932. — Die Arthrodira Wildungens. *Geol. paläont. Abh.*, Iena, **19** : 5-61.

Heintz, A., 1934. — Revision of the Estonian arthrodira. Part. I, Family Homosteidae Jaekel. *Tartu Ülik. Geol.-Inst. Toim.*, Tartu, **38** : 1-113.

Lehman, J.-P., 1956. — Les Arthrodires du Dévonien supérieur du Tafilalt (Sud marocain). *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, Rabat, **129** : 1-70.

— 1976. — Nouveaux poissons fossiles du Dévonien du Maroc. *Annls Paléont.*, (Vert.), Paris, **62** (1) : 1-34.

— 1977. — Nouveaux Arthrodires du Tafilalt et de ses environs. *Annls Paléont.*, (Vert.), **63** (2) : 105-132.

McCoy, F., 1848. — On some new Ichthyolites from the Scottish Old Red Sandstone. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London : 297-312.

Miles, R. S., 1966. — *Protitanichthys* and some other coccosteomorph arthrodires from the Devonian of North America. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, Stockholm, **4** (10) : 1-49.

— 1971. — The Holonematidae (placoderm fishes), a review based on new specimens of *Holonema* from the Upper Devonian of western Australia. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, ser. B, nº 849, **263** : 101-234.

Obrucheva, O. P., 1962. — Poissons dévoniens d'URSS. Publ. Univ. Moscou, 189 p. (en russe).

Stensiö, E., 1959. — On the pectoral fin and shoulder girdle of the Arthrodira. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, Stockholm, ser. 4, **9** (2) : 1-229.

— 1963. — Anatomical studies on the arthrodiran head. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, Stockholm, ser. 4, **9** (2) : 1-419.

— 1969. — Arthrodires. *In* : Traité de Paléontologie (J. Piveteau). Masson éd., Paris, **4** (2) : 71-692.

White, E. I., 1978. — The larger arthrodiran fishes from the area of the Burrinjuck-Dam, N.S.W. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **34** : 149-262.

White, E. I., & H. A. Toombs, 1972. — The buchanosteid arthrodires of Australia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), **22** : 379-419.

Woodward, A. S., 1891. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.). London, Brit. Mus. (Nat. Hist.), nº 11 : 567 p.

Young, G. C., 1979. — New information on the structure and relationships of *Buchanosteus* (Placodermi, Euarthrodira) from the Early Devonian of New South Wales. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **34** : 149-262.

— 1981. — New Early Devonian brachythoracids (placoderm fishes) from the Taemas-Wee Jasper region of New South Wales. *Alcheringa*, **5** : 245-271.

Achevé d'imprimer le 28 septembre 1984.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1984 a été diffusé le 14 juin 1984.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage en entier, revue abrégée selon le *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigiette). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriar-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments aragonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien .(Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p., 72 fig., 18 pl.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.